





ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

DIXIÈME SÉRIE

ZOOLOGIE



CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES



ZOOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. EDMOND PERRIER

DIXIÈME SÉRIE

TOME I

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1916



RECHERCHES BIOLOGIQUES

SUR LES

GUÊPES SOLITAIRES ET SOCIALES D'AFRIQUE

LA GENÈSE DE LA VIE SOCIALE ET L'ÉVOLUTION DE L'INSTINCT MATERNEL CHEZ LES VESPIDES

Par E. ROUBAUD.

INTRODUCTION

Dans une précédente étude, j'ai fait connaître, brièvement, en me basant sur des observations biologiques faites au Congo sur trois espèces de *Synagris*, quelques vues nouvelles touchant l'évolution de l'instinct éducateur chez les guêpes solitaires de la tribu des Euménides. Depuis lors, des recherches analogues étendues à différents types de Vespides solitaires et sociaux répandus en Afrique occidentale française, n'ont fait que me confirmer dans ces premières conceptions. Les résultats principaux de ces recherches n'ont été publiés que d'une façon sommaire en 1910 et 1911. Je leur ai donné dans ce mémoire une forme d'ensemble beaucoup plus complète, de façon à constituer un aperçu général sur l'histoire de l'instinct nourricier et la genèse des habitudes sociales chez les guêpes.

L'étude des guêpes des régions chaudes fournit, en effet, un appoint remarquable à l'histoire des instincts du groupe. Les conditions climatiques, bien différentes de celles de nos régions, y ont permis l'avènement ou le maintien d'habitudes nidificatrices inconnues actuellement en Europe. Le fait n'est point spécial aux guêpes. Il se retrouve aussi chez d'autres hyménoptères à vie sociale, comme les Bourdons, ou les Abeilles sud-améri-

caines du groupe des *Trigona*, d'après les recherches de V. Ihering.

L'étude des insectes nidifiants des régions tropicales donne d'autre part des renseignements fort instructifs sur les modifications apportées par les variations du climat aux habitudes héréditaires de nidification et d'éducation des jeunes. Si, en effet, dans ces régions, la température se maintient élevée toute l'année, permettant par suite la permanence de l'activité des insectes, qui n'est pas interrompue brusquement par la torpeur hivernale, il n'en existe pas moins des différences saisonnières, plus ou moins tranchées suivant la localisation géographique, capables d'influencer plus ou moins profondément le comportement des espèces.

Ayant pu parcourir, aux hasards de mes missions, tant en longitude qu'en latitude, la majeure partie de l'Afrique occidentale française, j'ai pu suivre aux différentes saisons de l'année, dans les différentes zones géographiques, les habitudes nidifiantes des principaux types de Vespides et les comparer.

Au point de vue des climats, l'Afrique occidentale française peut être partagée en un certain nombre de zones qui ont chacune leur caractéristique particulière, et qui ont récemment été bien distinguées par H. Hubert (1915). Les trois types normaux de climats tropicaux de l'Afrique occidentale distingués par cet auteur sont : le climat *sahélien* (au nord du 14e parallèle), le *soudanien* (entre les 9e et 14e parallèles) et le climat *libéro-dahoméen* (au sud du 9e parallèle).

Le climat *libéro-dahoméen* est caractérisé par deux saisons de pluies : l'une de mars à juillet, l'autre de septembre à novembre, avec 1000 à 4000 mm. de pluie annuels. Les deux autres climats ne possèdent qu'une seule saison pluvieuse, de mai à octobre pour le climat *soudanien* avec 700-2000 mm. de pluie annuels ; de juin à septembre avec 400-600 mm. de pluie pour le *sahélien*. D'autres caractéristiques basées sur la courbe des températures, sur lesquelles nous ne pouvons insister ici, complètent ces distinctions qui sont importantes à connaître pour comprendre les influences auxquelles sont soumises les différentes espèces dans leur zone d'habitat.

J'ai étudié la nidification et les habitudes éducatrices des Ves-

pides solitaires suivants (1) : *Synagris calida* L., *S. sicheliana* Sauss., et *cornuta* L. ; *Rhynchium anceps* Gribodo, *R. synagroïdes* Sauss., *R. marginellum* F., *R. aureo-maculatum* Sauss. ; *Odynerus bellatulus* Sauss., *O. tropicalis* Sauss., *O. Roubaudi* Bequaert ; *Eumenes tinctor* Christ., *E. esuriens* F. — Parmi les guêpes sociales : *Belonogaster junceus* F., *B. dubius* Kohl, *B. pusillus* K., *Icaria cincta*, *I. guttatipennis* Sauss. ; *Polistes marginalis* F. Certaines de ces espèces, comme la *S. cornuta*, le *R. synagroïdes*, ne présentent en Afrique occidentale qu'une dispersion très limitée ; d'autres, au contraire, comme l'*Eumenes tinctor*, affectent dans les différentes zones une répartition géographique étendue. On verra comment ces dernières réagissent biologiquement aux climats divers qu'elles subissent.

Nous étudierons d'abord la biologie propre de chaque espèce de Vespides solitaires ; puis dans une deuxième partie, nous reprendrons en une vue d'ensemble les caractéristiques de l'instinct des guêpes solitaires, et l'étude de son évolution ; enfin, la troisième partie de ce mémoire sera consacrée aux guêpes sociales.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDES BIOLOGIQUES SUR QUELQUES VESPIDES SOLITAIRES AFRICAINS

I. — LES SYNAGRIS.

Biologie des Synagris calida L. et sicheliana Sauss.

J'ai observé en Afrique occidentale trois espèces de *Synagris* : *S. cornuta*, *S. calida* et *S. sicheliana* ; mais, tandis que la première ne me paraît guère répandue que dans la Basse-Côte d'Ivoire, les deux autres espèces se rencontrent dans toute l'Afrique occidentale côtière et soudanaise. La première, *S. calida*, est

(1) Je dois l'identification précise des espèces qui font l'objet de cette étude aux savants hyménoptérologistes MM. H. du Buysson et J. Bequaert. J'adresse à ces auteurs et amis mes plus vifs remerciements. M. P. Chrétien a bien voulu revoir les différents types de chenilles récoltés dans les nids. Enfin notre ami M. le docteur J. Villeneuve a examiné et identifié les tachinaires, et M. P. Lesne les Rhipiphorides parasites.

de beaucoup la plus fréquente. La *S. sicheliana*, plus rare, paraît davantage localisée dans les régions forestières humides.

J'ai indiqué précédemment, et d'après des observations faites dans la région du Bas-Congo sur un matériel assez restreint, le mode de construction et d'approvisionnement de ces Synagris. Je renverrai à ce travail (1910) pour ce qui a trait à la biologie de la *S. cornuta*, espèce qui nourrit ses larves au jour le jour, avec des proies malaxées. Mais les observations nouvelles que j'ai pu faire en Afrique occidentale sur un plus grand nombre de nids et dans des conditions plus variées me permettent d'élargir un peu mes premières données, en ce qui concerne *S. calida* et *S. sicheliana*.

Nidification. —Les nids ne diffèrent pas dans les deux espèces. Ils se présentent sous deux types que je désignerai sous les termes de *type compact* et de *type dissocié*. Dans le type *compact* (fig. 1 à 3) les différentes loges sont emballées dans un crépissage général grossier formé de boulettes de terre accumulées, qui masque l'individualité des cellules. L'ensemble offre généralement un aspect piriforme. La loge la plus récente, en cours d'approvisionnement, montre seule une architecture plus fine où se reconnaissent les stries concentriques de son crépissage individuel. C'est là le mode courant des nidifications. Dans le type *dissocié*, au contraire, le crépissage général fait défaut, et les différentes loges restent parfaitement distinctes sur l'ensemble du nid (fig. 4 et 5). Les cellules sont simplement juxtaposées en conservant chacune leur architecture propre à crépissage concentrique. L'ensemble de la nidification s'épanouit en largeur et sans ordre, au lieu de s'agencer en une masse ovalaire.

Fig. 1. — Nidification de *S. calida*, type compact piriforme, à dernière loge en cours d'approvisionnement. — Bamako (Haut-Sénégal Niger). — Réd. 1/5 gr. nat.

Fig. 2. — Nidification de *S. sicheliana*, type compact, la dernière loge encore individualisée montrant sa texture propre à striations concentriques. — Dahomey. — Réd. 1/5, gr. nat.

Fig. 3. — Nidification de *S. calida*, type compact, allongé, Haut-Dahomey (des éclosions se sont déjà produites dans la région moyenne, alors que la loge la plus récente est encore en cours d'approvisionnement). — Réd. 1/5 gr. nat.

Fig. 4. — Nidification de *S. sicheliana*, type dissocié, montrant l'individualisation des différentes loges. — Moyen Dahomey. — Réd. 1/5 gr. nat.

Fig. 5. — Nidification de *S. calida*, type dissocié montrant la texture propre à striations concentriques des loges. — Moyen Dahomey. — Réd. 1/5 gr. nat.



Fig. 1.

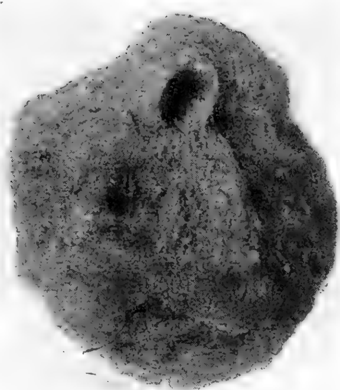


Fig. 2.



Fig. 3.

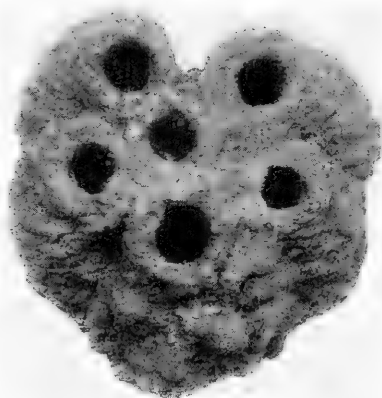


Fig. 4.

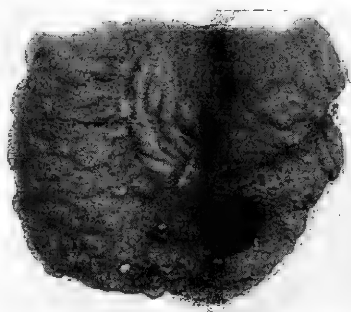


Fig. 5.

Nidification des *Synagris calida* L. et *sicheliana* Sauss.

Ces changements dans l'aspect extérieur de la nidification paraissent dus aux conditions différentes de la construction, à la cohésion plus ou moins grande de l'argile utilisée qui nécessite ou non une cimentation générale secondaire. Les guêpes modifient d'ailleurs la forme de leur construction suivant les besoins qui s'imposent, d'après la nature du substratum.

Habituellement le grand axe des cellules est perpendiculaire à la surface de base, ou légèrement incliné sur elle, et les nids sont fixés sur une large surface solide : un mur, un toit de paille uni, un tronc d'arbre, une planche. Assez fréquemment, ils sont adhérents à des tiges de bois : bambous, nervures de palmiers. Dans un cas, pour un nid de *S. calida*, j'ai observé au Dahomey la curieuse disposition suivante : la construction se trouvait fixée tout entière à un lien de bois flexible, de mince épaisseur, qui pendait verticalement à la face inférieure du toit d'une paillotte, et qui semblait traverser complètement le nid dans sa longueur, de part en part. En réal ité, la tigelle de bois était enrobée au sein d'une masse de glaise, dans laquelle les alvéoles se trouvaient toutes reportées d'un seul côté en série linéaire. Du côté opposé, la masse argileuse était compacte, et ne représentait qu'un simple crépissage de terre destiné à assurer le contact intime de la construction avec son mince substratum.

Une semblable organisation du nid m'a paru être l'exception pour ces *Synagris*. La masse de terre assez considérable que représentent les constructions complètes de ces Vespides est d'un poids d'ailleurs trop élevé pour être confié d'une façon courante à un support filiforme (1). Il faut remarquer que, dans le cas particulier, les guêpes avaient fait preuve d'un discernement remarquable, puisque le mince cordon ligneux auquel elles s'étaient adressées pour supporter leur construction, était un de ces liens de bois à la fois très souples et très résistants dont les indigènes font usage pour fixer les montants de bois de leurs cases.

Approvisionnement. — *Ses modes*. — Dans ma première étude sur les *Synagris* congolaises, j'avais défini le type d'approvi-

(1) Le poids moyen des nidifications bien développées est d'environ 50 grammes.

sionnement de la *S. calida* un approvisionnement banal, *en masse*, par opposition à celui dont fait usage la *S. sicheliana* qui représenterait un type d'approvisionnement progressif, discontinu. En réalité, les différences sont moins tranchées, sous le rapport biologique, entre ces deux espèces. L'une et l'autre font usage, suivant les circonstances saisonnières, tantôt d'un approvisionnement hâtif, en masse, tantôt d'un approvisionnement ralenti, au jour le jour. Il y a tous les passages entre les deux modes.

Dans le moyen Dahomey (climat soudanien) en octobre, c'est-à-dire à la fin de la saison pluvieuse, j'ai observé pour les deux espèces l'approvisionnement *en masse*. A cette époque de l'année, les chenilles sont très abondantes et l'on voit toutes les guêpes solitaires et sociales nidifier avec ardeur, avant l'arrivée de la saison sèche qui entraîne la disette des proies. Tous les nids de *S. calida* et *sicheliana* examinés à cette époque, dans la même région, m'ont permis de reconnaître que les guêpes approvisionnaient leurs loges d'une façon hâtive avec un grand nombre de chenilles, et les muraient *avant l'éclosion des œufs*. La quantité de chenilles déposées dans une seule cellule allait parfois jusqu'à *soixante*. En quatre jours, une loge était façonnée, approvisionnée, murée. Les guêpes femelles faisaient alors preuve d'une activité incessante pour édifier leur nid et accumuler les provisions. Mais cette activité d'approvisionnement continu ne semble durer que peu de jours. Habituellement, lorsque deux loges ont été construites et garnies, ce qui correspond à une période de ponte partielle, la guêpe femelle dont l'activité reproductrice paraît coupée par d'assez longues phases de repos, reste immobile à son nid jusqu'à ce que la maturation de nouveaux œufs suscite la reprise du travail éducateur.

Je n'ai observé pour les deux espèces de *Synagris* en question l'approvisionnement accéléré typique caractérisé par l'occlusion de la cellule avant l'éclosion de l'œuf, qu'à cette saison de fin d'hivernage au Dahomey moyen. Aux autres saisons, dans les localités diverses où j'ai eu l'occasion de revoir les nids de ces espèces, j'ai constaté l'existence d'un approvisionnement beaucoup moins actif montrant tous les passages vers le type de l'approvisionnement au jour le jour. Il n'y a

plus alors de différences dans le mode éducateur des deux *Synagris*.

Ainsi, en novembre (début de la saison sèche), au Dahomey moyen, les nids de *S. calida* montrent tantôt dans des loges récemment murées, de petites larves à peine au sortir de l'œuf, tantôt dans des loges encore ouvertes et ne renfermant qu'un approvisionnement réduit, des larves déjà âgées, mesurant 15 mm. de long.

En juin (début de la saison pluvieuse), dans la même localité du Dahomey moyen (Agouagon : climat soudanien), où ont été faites les observations précédentes, une nidification déjà ancienne de *S. calida* (12 loges) montre, dans la loge la plus récente encore ouverte et occupée par la femelle, une larve de 10 mm. de long. Cette larve a été murée à ce stade avec une provision de 12 chenilles.

En juillet (première période de pluies), dans le Bas-Dahomey (Porto-Novo : climat libéro-dahoméen), à une saison où les chenilles sont abondantes, j'ai observé deux nidifications de *S. calida*. Dans l'une, la loge la plus récente, *murée*, renfermait les traces d'un approvisionnement accéléré banal : une toute jeune larve sortant à peine de l'œuf, avec une ample provision de chenilles non encore entamée. Dans l'autre nid, au contraire, la dernière loge, *ouverte*, montrait une grosse larve, presque à terme, en train de dévorer un reste de chenille, sans autre provision. C'est là un cas exceptionnel d'approvisionnement ralenti à une époque et dans une région où l'alimentation est abondante. Peut-être la guêpe femelle avait-elle disparu par accident au dehors, car je n'ai point constaté son retour au nid. Ainsi s'expliquerait l'absence d'occlusion d'une loge renfermant une larve ayant déjà presque achevé sa croissance.

Dans le Dahomey du Nord, où les influences soudaniennes sont très accusées, j'ai observé à la mi-janvier, c'est-à-dire au plein de la saison sèche, à Kilibo (30 kilomètres nord de Savé) un nid de *S. calida* qui témoignait nettement d'un approvisionnement tout à fait ralenti ; la dernière cellule, gardée par la femelle, renfermait une grosse larve de 15 mm. de long, avec, pour toute provision, *une seule* grosse chenille.

On voit, par ces différentes observations que le mode éduca-

teur de la *S. calida* n'est nullement fixé suivant le type accéléré. Il peut manifester toutes les transitions vers le type de l'approvisionnement au jour le jour, avec réduction de plus en plus grande du nombre de proies mises, au même moment, à la disposition de la larve. Les observations que j'ai pu faire suivant les saisons pour la *S. sicheliana* sont de même nature. Alors qu'en octobre, dans le moyen Dahomey, cette espèce m'avait montré un approvisionnement accéléré typique, les loges étant murées avant l'éclosion des œufs, en janvier (saison sèche), dans la Haute-Casamance, j'ai retrouvé pour cette guêpe l'approvisionnement ralenti tel que je l'ai observé au moyen Congo : larve de plus de 1 centimètre de long gardée par la femelle dans une loge ne renfermant que 6 chenilles. Il n'est donc pas possible d'établir de distinction biologique tranchée entre le mode éducateur des deux espèces de *Synagris*, les plus couramment répandues en Afrique occidentale : *S. calida* et *S. sicheliana*.

Lorsqu'il est effectué suivant le mode ralenti, l'approvisionnement de ces *Synagris* comporte, le plus souvent, un dépôt de chenilles supérieur aux besoins du jour même. De plus, lorsque la larve est murée, elle l'est *toujours avec une provision de quelques chenilles*, c'est-à-dire que sa croissance n'est jamais achevée complètement pendant tout le temps où la cellule reste ouverte. Les guêpes ne surveillent donc pas intégralement la croissance de leur larve.

Mode de dépôt de l'œuf. — Nature des proies. — Dans les deux espèces, l'œuf est indifféremment fixé aux parois par le filament suspenseur ou déposé simplement au fond de la loge, qu'il y ait approvisionnement massif ou dépôt de proies au jour le jour. Le rôle physiologique du filament suspenseur ne peut donc être apprécié : on peut dire seulement qu'il n'est pas indispensable. D'ordinaire, l'apport des proies chez *S. calida* suit immédiatement le dépôt de l'œuf. Il est très rare de rencontrer dans les cellules des œufs dépourvus de provisions; quelquefois cependant la ponte peut avoir lieu dès le début de l'édification de la loge, avant son achèvement définitif, et dans ce cas l'œuf peut rester au moins 24 heures sans être approvisionné. Chez *S. sicheliana* l'apport des proies paraît le plus souvent tardif.

Les proies choisies sont des chenilles assez variées, dont le type diffère suivant les saisons. En hivernage ce sont très manifestement les chenilles d'*Hespérides* qui prédominent, ainsi que je l'ai observé antérieurement chez les *Synagris* du Congo. Mais on rencontre aussi fréquemment dans les nids des chenilles de Sphingides de couleur verte, de Pyralidines variées, de Noctuelles (*Thalpochares*). Ces proies, dans les deux espèces, sont toujours très fortement paralysées; elles portent le plus souvent la trace de plusieurs piqûres (fig. 6 et 7) distribuées au hasard (parfois plus de 20) et sont d'ordinaire incapables de toute transformation ultérieure. J'ai signalé antérieurement (1910) que les proies recueillies par *S. sicheliana* étaient quelquefois légèrement malaxées dans la région céphalique, mais le fait est exceptionnel.

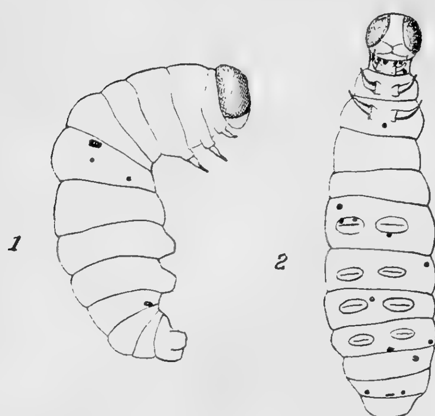


Fig. 6. — Deux chenilles d'approvisionnement de *Synagris calida*. — Haute-Casamance. — Les points noirs marquent les traces des piqûres. — 1, chenille de Thalpochares portant 5 piqûres latérales ; 2, chenille d'Hespéride montrant 18 piqûres ventrales × 4.

Le nombre des chenilles utilisées pour l'approvisionnement d'une cellule varie suivant la saison et les dimensions des captures. On en compte une douzaine d'ordinaire ; parfois 7 à 8 seulement, qui sont alors de grande taille (3-4 centimètres). Mais lorsque les proies ne mesurent pas plus de 1 cm. 5 de long, on peut en compter dans une loge de *cinquante* à *soixante*.

M. P. Chrétien a pu reconnaître dans les lots de proies récoltées chez différentes Synagris, 4 espèces différentes de chenilles d'Hespérides, dont l'une, très constante, est caractérisée par des pinceaux de poils spatulés dirigés en avant autour de la tête, des chenilles de *Botyle* (Pyralidine), de *Thalpochares*. Le plus souvent ces proies sont de coloration verte, mais le fait est loin d'être constant. Certaines d'entre elles, comme celles de *Thalpochares*, ou des Pyralidines, qui sont entièrement inco-

lores, ou pâles, doivent vivre cachées dans les végétaux.

Époques et durée de la nidification. — Les *Synagris* paraissent nidifier toute l'année dans les contrées humides : régions côtières de l'Afrique occidentale, zones boisées du bord des cours d'eau. Mais dans les régions où la sécheresse se fait sentir exerçant son influence destructive sur la végétation, la nidification, par suite de la rareté ou de l'absence des proies, devient de plus en plus difficile pendant la saison sèche et les guêpes tendent à disparaître pendant cette saison. Si les nidifications actives de la *S. calida* peuvent être rencontrées à peu près toute l'année dans la région côtière du Dahomey, par exemple, au Dahomey moyen entre les 7° 5 et 9° degrés de latitude, la guêpe ne nidifie plus guère en dehors du bord des eaux, que pendant les périodes humides, de fin avril à décembre. Exceptionnellement, j'ai observé des nidifications actives au début de janvier, dans la région de Parakou (9° lat. n.). Plus au nord, dans la région nigérienne et suivant toute l'étendue de la boucle du grand fleuve, de Niamey à Tombouctou et Kouli-Koro, je n'ai pu apercevoir une seule guêpe adulte entre janvier et juin. Cependant, des nidifications anciennes peuvent être observées un peu partout dans toute cette vaste zone, qui indiquent l'apparition éphémère de la guêpe pendant la courte durée de l'hivernage. Ainsi, l'époque de nidification se trouve de plus en plus réduite au fur et à mesure que l'on s'élève vers les zones prédésertiques, les guêpes émigrant devant la sécheresse. Aux confins du désert et dans toutes les zones géographiquement liées à son influence, la période d'édification des nids s'abrège parallèlement à la durée de l'hivernage.

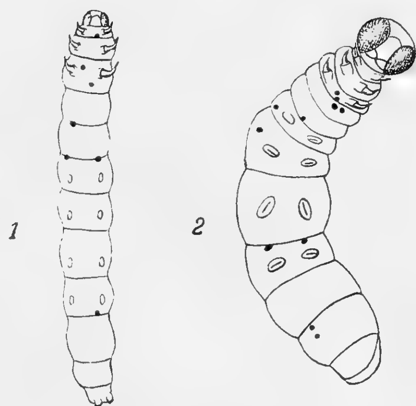


Fig. 7. — Chenilles d'approvisionnement de *S. sicheliana*. — Dahomey. — L'emplacement des piqûres paralysantes est marqué par les points noirs. — 1, chenille de Pyralidine sp? à 7 piqûres; 2, chenille d'Hespéride à 11 piqûres × 4.

La durée totale de l'élaboration d'un nid complet pour une seule guêpe ne peut guère être déterminée qu'approximativement. L'activité nidificatrice, comme on l'a vu, n'est d'ordinaire pas continue. Les périodes de ponte partielle d'une femelle sont séparées par des intervalles de repos dont la durée n'est pas exactement connue.

A l'époque de l'approvisionnement intensif accéléré, j'ai fait au Dahomey les constatations suivantes pour *S. calida.* Un nid est commencé le 12 octobre. Sa première loge est achevée le 14. Le 18, la cellule est murée avec son approvisionnement complet qui a exigé quatre jours. Une deuxième loge est édifiée le jour même (18 oct.) ; la contruction n'en est achevée que le 21 (3e jour). La guêpe travaille encore pendant une journée à consolider sa construction. Le 23 seulement est commencé l'approvisionnement de la deuxième loge. Il est terminé le 25 (48 heures) et la cellule murée. Aussitôt après, une troisième loge est mise comme précédemment en chantier. Elle est achevée le 27. Mais ici s'arrête l'activité éducatrice et reproductrice de la guêpe. La cellule qui abrite sa fondatrice pendant la nuit et à de rares intervalles dans la journée, reste vide pendant près d'un mois et demi. Le nid ayant été détruit le 6 décembre, on ne trouve encore dans la loge à cette date aucune trace d'œuf ni d'approvisionnement.

J'ai observé à Kolda, dans la Haute-Casamance, en saison sèche, un nid de *S. sicheliana* construit au voisinage de la rivière et qui, le 20 novembre, ne comprenait encore que deux loges. Le 15 janvier, soit près de deux mois plus tard, deux nouvelles loges seulement étaient venues l'accroître, la deuxième encore en voie d'approvisionnement.

Ces observations montrent que, même à l'époque de plus grande activité dans la besogne éducatrice, l'édification et le remplissage des cellules diverses sont toujours assez lents. Il faut de deux à trois jours pour la construction d'une loge ; de deux à quatre jours pour en parfaire l'approvisionnement, et souvent encore une journée pour consolider l'ensemble de l'édifice. Près d'une semaine sépare donc la ponte d'un œuf de celle du suivant dans la même série de pontes partielles. Mais la série suivante pourra ne se manifester qu'après un intervalle de

repos de plus d'un mois. La durée de cette période de repos offre sans doute, suivant les circonstances, des variations notables.

On peut se demander ce que représente, dans le cas de l'approvisionnement ralenti, la durée comprise entre le moment où l'œuf est pondu et celui où la larve peut être observée dans des loges ouvertes où la guêpe femelle approvisionne encore. J'ai noté, à Bamako, pour *S. calida*, un intervalle de près de 4 jours entre le moment de la ponte et celui de l'éclosion de l'œuf. C'est donc un maximum de 4 jours qui est laissé à la femelle pour amasser après sa ponte la quantité de chenilles nécessaires, avant que la jeune larve n'ait commencé à s'alimenter. Dans la même localité, j'ai pu observer pour la même guêpe, ponte et début d'approvisionnement le 9 août. En soustrayant quelques-unes des chenilles apportées au nid, je force la guêpe à un ralentissement artificiel. Le 15 au soir (sixième jour), la cellule est murée avec un approvisionnement de 17 chenilles. A ce moment, la larve issue de l'œuf a déjà atteint 1 centimètre de long, près de la moitié de sa taille.

On peut donc estimer à une semaine environ le délai compris entre le moment du dépôt de l'œuf et celui où la larve a acquis des dimensions de 1 centimètre à 1 cm. 5 qui représentent la plus forte taille habituellement observée dans les cellules encore ouvertes. La *Synagris* mère a donc, dans les pires conditions de saison, un intervalle de près d'une semaine à sa disposition pour assurer le développement de sa larve d'une façon satisfaisante. Comme nous venons de le voir, ce délai n'est pas de nature à nuire au développement de l'œuf immédiatement suivant.

La durée de développement de la *S. calida* aux différents stades m'a paru plus longue que celle que j'avais observée au Congo pour *S. sicheliana*. J'ai noté, à une moyenne thermique de 23-25° C, les temps d'évolution suivants :

De l'éclosion de l'œuf au tissage du cocon (période d'alimentation larvaire)	6 jours.
Du tissage du cocon à la mue nymphale (période pronymphale)	12 —
De la mue nymphale à l'éclosion de l'adulte (période nymphale)	25 —
Durée de l'évolution totale	43 jours.

J'ai observé au Dahomey un nid à *12* loges de *S. calida*. Un chiffre aussi élevé de cellules est d'ailleurs plutôt exceptionnel pour cette guêpe. Or, la plus ancienne des loges avait déjà livré passage à l'individu qu'elle renfermait, parvenu à l'état adulte. Toutes les autres cellules ne contenaient encore que des larves ou des nymphes plus ou moins développées. Il s'ensuit donc ici, que, pendant l'intervalle d'environ quarante jours, suffisant pour permettre l'évolution jusqu'à l'éclosion de la première guêpe-fille, la guêpe-mère a pu organiser et garnir complètement onze cellules. Un peu plus de trois jours auraient alors pu suffire à l'édification et à l'approvisionnement de chacune des loges successives et les pontes partielles se seraient succédées sans intervalles de repos. Ce sont là, nous semble-t-il, des conditions d'accélération maxima tout à fait exceptionnelles. Il existe, sans doute, bien des variations individuelles entre les guêpes à cet égard, mais dans les conditions les plus habituelles on peut dire que *les Synagris sont des solitaires à pontes lentes peu nombreuses et séparées par des intervalles de repos irréguliers et prolongés.*

Parasites. — J'ai retrouvé dans les nids des deux espèces de *Synagris* en Afrique occidentale la plupart des types de parasites que j'ai décrits antérieurement pour les espèces du Congo.

Les parasites indirects, tachinaires, ichneumonides, se développant dans les chenilles d'approvisionnement, sont fréquents dans les nids; ils occasionnent presque toujours indirectement la mort de la larve de la guêpe. Dans des nids ainsi parasités, on ne trouve guère que les restes d'une larve très jeune, et pour ainsi dire pas de larves âgées. Il est facile de concevoir, en effet, que l'action de ce parasitisme indirect doit être beaucoup plus sensible sur les larves très jeunes que sur les grosses. Si, au sortir de l'œuf, la larve de la guêpe ne trouve à sa disposition qu'une chenille épuisée par les parasites, elle sera à peu près fatalement condamnée à périr, faute d'aliment liquide suffisant, tandis que les larves plus âgées pourront encore se nourrir aux dépens des restes qui leur sont offerts. Lorsque la larve est nourrie au jour le jour, par approvisionnement ralenti, progressif, elle échappe à cette cause de destruction, puisqu'elle est constamment surveillée par la guêpe-mère, au début de son évolution. Les effets indirects défavorables, du parasitisme des proies, ne se manifestent

que dans le cas où il y a approvisionnement massif. On voit ici apparaître l'un des avantages biologiques de la forme ralentie et progressive de ce mode éducateur.

Les deux parasites typiques des nids de *Synagris* les plus couramment répandus en Afrique occidentale, sont l'ichneumonide *Osprinchotus heros* Brullé, proche parent de l'*O. flavipes* Brullé, dont j'ai signalé ailleurs la fréquence et les ravages chez les *Synagris* du Congo, et un remarquable Rhipiphoride rapporté par M. P. Lesne au *Macrosiagon* (*Emenadia*) *ferruginea* F., var. *flabellata* F. Cette espèce est très répandue en Afrique et dans la région méditerranéenne. Sa biologie a été étudiée par A. Chobaut (1891) qui le donne comme parasite de l'Odynère nidulateur. Après une phase libre de triongulin, la larve devient parasite interne, puis externe, de celle de l'hyménoptère.



Fig. 8. — Larve tertiaire ectoparasite de *Macrosiagon* (*Emenadia*) *ferruginea* F. — × 3.

Ces deux parasites réduisent parfois d'une façon considérable la descendance de nos Euménides. Sur dix nids recueillis au Dahomey dans la région de Savalou, tous étaient porteurs, de l'un au moins des deux parasites. Un nid à 10 loges a donné à l'éclosion : 3 *Synagris*, 6 *Osprinchotus* et 1 *Macrosiagon*. Il est à remarquer que l'éclosion des parasites a lieu sensiblement à la même époque que celle des habitants normaux des cellules. L'*Osprinchotus* est un parasite externe. Sa larve, comme sans doute aussi celle du Rhipiphoride se nourrit aux dépens des provisions s'il en reste, après avoir dévoré la larve de la guêpe (1). La larve externe du *Macrosiagon* est immédiatement reconnaissable aux protubérances multiples dont sont ornés ses segments, et qui lui donnent un aspect très

(1) J'ai signalé dans mon mémoire sur les Synagris congolaises que l'*O. flavipes* parasite également les nids de *S. cornuta*. En raison du mode éducateur tout particulier de cette *Synagris*, la larve de l'Osprinchote, lorsqu'elle a dévoré celle de la guêpe, doit être alors nourrie au jour le jour par la femelle, au lieu et place de sa propre larve, à l'aide de proies broyées. Cette substitution ne va pas sans entraîner pour la nourricière un supplément d'efforts maternels d'une portée stérilisante qui peut retentir sur toute la génération de la guêpe.

particulier (fig. 8). Les pattes elles-mêmes sont transformées en mamelons coniques qui ne se différencient pas de ceux du reste du corps. Notre larve africaine diffère de celle décrite par Chobaut par la présence de 6 tubercules dorsaux au lieu de 4, aux segments.

On peut observer également dans les nidifications des *Synagris* un autre ichneumonide du groupe des Cryptines, le *Mesostenus tripartitus Br.* sur lequel nous reviendrons plus loin. Ce parasite se rencontre en effet dans les nidifications de la plupart des Vespides solitaires de l'Afrique occidentale.

II. — LES RHYNCHIUM.

A. — **Rhynchium anceps** Gribodo.

Le *Rhynchium anceps* décrit par Gribodo (1891) appartient au groupe des *R. Synagroïdes*. Signalé par Gribodo de la Benoué, je l'ai rencontré un peu partout dans les diverses régions de l'Afrique occidentale comprises entre le Dahomey, le Niger et le Haut-Sénégal. Il est surtout abondant au Dahomey.

Comme les *Synagris*, ce *Rhynchium* ne fait son apparition, dans les contrées soumises aux influences soudaniennes, que pendant la durée de l'hivernage. Il disparaît pendant la saison sèche, pour se maintenir sans doute à peu près toute l'année dans les régions côtières humides. Au Dahomey moyen, vers le 8° degré de latitude, le *Rhynchium* fait son apparition vers le mois de mai ou la fin d'avril pour disparaître à la fin de décembre. Plus au nord, vers le 15° degré, dans la boucle du Niger, il n'est pas encore apparu à la fin du mois de juillet. Ce que nous avons dit, à propos des *Synagris* qui s'écartent devant la sécheresse, pourrait se répéter ici.

Le *Rhynchium anceps* nidifie dans la terre argileuse : c'est un perceur de pisé. Le plus souvent, il installe son nid dans les murs de terre abrités du soleil et de la pluie ; il utilise ainsi dans tout le Soudan, les parois en pisé des habitations indigènes. Au Dahomey, la terre argileuse compacte de couleur rougeâtre, qui est connue localement sous le nom de *terre de barre*, lui convient particulièrement. On rencontre également ses man-

chons sur les levées de terre des anciennes termitières, sous le chapeau des nids en champignons, ou à l'entrée des terriers abandonnés des mammifères fouisseurs de glaise, tels que les Oryctéropes et les Phacochères.

Enfin, mais tout à fait exceptionnellement, on peut le voir organiser pour son usage les nidifications anciennes des *Synagris*. J'ai observé à Nafadié sur la ligne du Kayes-Niger, entre Bamako-Toukoto, deux nids de Rhynchium greffés sur le même nid de *Synagris* (fig. 9). Sur le même mur deux nidifications de *Synagris* étaient ainsi occupées par des Rhynchium.



Fig. 9. — Occupation par le *Rhynchium anceps*, d'une nidification ancienne de *Synagris*. On aperçoit aux deux extrémités la tubulure d'accès du Rhynchium. — Haut-Sénégal-Niger. Nafadié. — Réd. 1/5 gr. nat.

Ces Euménides ne paraissent d'ailleurs utiliser à leur profit les paquets de glaise organisés par d'autres que lorsque les levées de terre verticales qui leur sont nécessaires pour creuser leurs galeries font défaut.

Le *Rhynchium anceps* fait preuve d'un très grand discernement dans le choix du lieu d'emplacement de ses galeries. Non seulement il choisit toujours les murs parfaitement abrités du soleil, à quelque heure de la journée, ou de la pluie, mais il recherche encore certaine argile de préférence à d'autres, et sait découvrir, sur une large surface de terre, le point où la percée se fait plus facilement. J'ai rencontré à Kayes un nid de cette Euménide qui était édifié sur un mur formé de briques cuites, jointes entre elles par du ciment, et blanchies uniformé-

ment à la chaux. Comme il semblait impossible que le Rhynchium ait pu perforer l'argile des briques cuites, j'ai examiné plus minutieusement la muraille. Dans ces conditions, j'ai pu reconnaître que la brique choisie par la guêpe était en réalité une brique de terre simplement séchée au soleil, et par erreur mêlée aux autres. Malgré le revêtement uniforme de chaux vive, la guêpe avait su discerner sur toute la surface du mur la malfaçon favorable à l'édification de son nid.

Organisation du nid. — Les nidifications du *R. anceps* sont immédiatement reconnaissables à leurs cheminées d'accès qui pendent verticalement à l'entrée des galeries. Elles se rapprochent, par conséquent, des nidifications à cheminées bien connues, de l'Odynère des murs : *Ancistrocerus parietum*, de celles de l'*Odynerus* (*Hoplomerus*) *spinipes* et espèces voisines qui édifient un manchon de terre analogue. On sait aussi que certaines guêpes collectrices, de miel de la tribu des *Masaridæ* construisent des manchons semblables, d'après les observations de Giraud et celles de Brauns. Mais c'est surtout du nid de certains mellifères solitaires comme l'*Anthophora parietina* Fabr., dont la nidification a été bien étudiée par Wesenberg-Lund et par Friese, que celle du *R. anceps* paraît voisine. D'après M. J. Bequaert le *R. abyssinicum*, espèce très voisine du *R. anceps*, nidifie comme ce dernier dans le Bas-Congo. Ses cheminées s'observent le long des termitières.

Le nid du *Rhynchium anceps* est constitué par des galeries divergeant à partir d'une chambre initiale commune qui débouche à l'extérieur par la cheminée d'accès (fig. 10 et 11). Celle-ci offre l'aspect d'un tube légèrement arqué dont la partie supérieure est soudée à l'orifice de percée du nid, tandis que la partie inférieure très légèrement évasée est coupée obliquement et parallèlement à la surface de la couche de terre où est creusé le nid. Très souvent, l'extrémité libre de cette cheminée courbe se trouve appliquée si étroitement contre la surface du substratum que la guêpe doit évider celui-ci légèrement, au voisinage de l'orifice du manchon, pour pouvoir s'y introduire librement.

La cheminée d'accès mesure en moyenne de 3cm, 5 à 4 centimètres de longueur; son calibre est de 5-6 millimètres. Sa

paroi, mince, est parfaitement lisse à l'intérieur, tandis qu'extérieurement elle est hérissée de fins bourrelets disposés transversalement en stries parallèles, suivant le mode de crépissage par couches successives qu'on observe aussi chez les *Synagris*.

Tout le temps que dure la période de ponte et de travail nourricier, la guêpe femelle étant obligée de refaire à son nid



Fig. 10. — Vue ntérieure d'un nid de *Rhynchium anceps*, montrant les orifices des galeries de ponte dans la chambre initiale. La cheminée d'accès a été enlevée et la chambre initiale ouverte par sa face antérieure. — Dessin d'après nature fait au Dahomey. — Réd. 1/5 gr. nat.

des retours fréquents, l'orifice d'entrée du manchon reste ouvert en permanence. Mais, lorsque la besogne nidificatrice a pris fin, la guèpe-mère abandonne définitivement ses galeries; elle mure alors par une très mince cloison de terre l'orifice *extérieur* de la cheminée, à l'extrémité inférieure du conduit. Dans les nids parfaitement constitués, la cheminée donne accès par un très court conduit horizontal à une *chambre* ou *crypte initiale* en forme de sphère creuse, dans laquelle débouchent

les différents orifices des galeries de ponte (fig. 11, *O*). Cette chambre initiale creusée entièrement dans l'argile, comme tout le reste du nid, a des parois lisses et unies. Elle mesure environ 2 centimètres en hauteur et en largeur ; elle peut atteindre jusqu'à 3 ou 4 centimètres de profondeur depuis le couloir d'entrée.

Lorsque les galeries de ponte ne sont pas occupées, leurs orifices s'aperçoivent, largement ouverts, sur les parois de la crypte (fig. 10). Mais lorsque les pontes et l'approvisionnement sont terminés dans une galerie, l'orifice d'accès dans le chambre initiale en est soigneusement muré. Quand toutes les galeries sont ainsi fermées, la paroi de la crypte paraît absolument continue; on ne peut reconnaître l'existence des galeries qu'en sondant soigneusement toute la chambre initiale, de façon à faire céder la mince cloison de terre qui les masque.

Les galeries de ponte sont des boyaux rectilignes de 5-6 centimètres de diamètre, percés dans la glaise dans des directions divergentes à partir de la chambre initiale. Les uns partent du fond, les autres de la partie supérieure ou des côtés. Tantôt le boyau ne mesure que 2 cm,5 de profondeur : il ne constitue dans ces cas qu'une seule cellule. Mais, le plus souvent, il en forme 2, parfois 3, et peut atteindre alors 7 à 8 centimètres de longueur. Des constrictions partielles séparent chacune des cellules successives, avant leur remplissage.

On peut compter jusqu'à *huit* galeries de ponte formant jusqu'à 12 ou 13 cellules. Mais habituellement le nombre des galeries est réduit à 4 ou 5 et celui des cellules n'excède pas 8 ou 10.

Très souvent, lorsqu'une galerie vient d'être aménagée, la guêpe en clôt l'orifice d'entrée dans la chambre initiale, lorsqu'elle ne doit pas l'utiliser immédiatement. Il en est ainsi notamment lorsque, au lieu de creuser des galeries neuves, le Rynchium se borne à remettre en état d'anciens nids. Après avoir effectué le nettoyage des galeries anciennes, il en masque l'entrée de façon à en interdire l'accès aux parasites.

Les différentes cellules, lorsqu'elles sont garnies de leur œuf et de ses provisions, sont murées par une mince cloison de terre. Nous avons vu que la guêpe obture également dans ce cas l'en-

trée des galeries dans la crypte initiale. Cette obstruction initiale est toujours faite avec le plus grand soin. Elle ne comporte pas une cloison unique, mais bien *trois opercules de terre successifs* très minces séparant entre eux deux petites cellules intermédiaires qui sont constamment vides (fig. 11, *Ci*). La cellule antérieure mesure de 4 à 5 millimètres de longueur, la suivante de 6 à 8 millimètres.

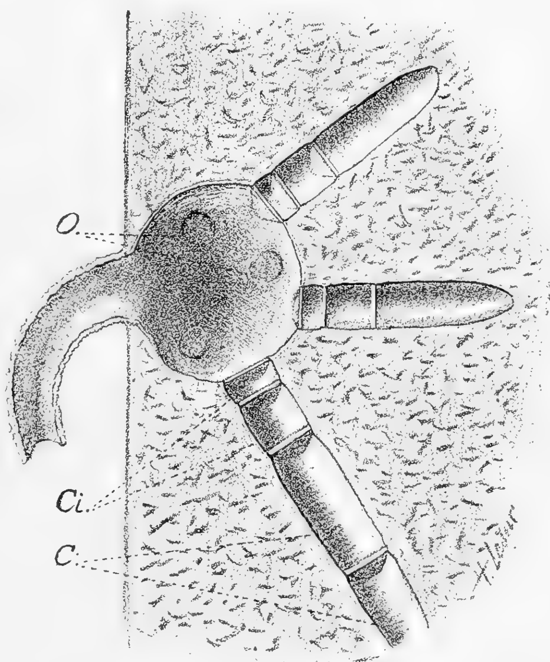


Fig. 11. — Coupe sagittale d'un nid de *Rhynchium anceps*, passant par l'axe de la cheminée. — *C*, cellules d'élevage ; *Ci*, petites cellules vides initiales ; *O*, orifices des galeries dans la chambre initiale. — Légèrement réduit.

On peut se demander à quoi correspondent ces cellules intermédiaires produites par le triplement de la cloison initiale, qui sont constantes à l'entrée des galeries complètement garnies. Malyschew (1911) a signalé des doubles cloisons du même genre séparant les cellules dans les galeries de différentes espèces d'Odynères, en particulier de l'*Odynerus murarius* et de l'*O. bifidus*. Elles sont évidemment destinées à dépister les parasites. Ces cloisons étant excessivement minces peuvent être facilement mises hors d'usage : de là la nécessité de les multiplier. Nous ferons remarquer à ce sujet que ce triplement des cloisons initiales n'est pas pratiqué par la guêpe lorsqu'il s'agit de clore provisoirement des galeries neuves ; il ne l'est que lorsque toutes les cellules d'élevage d'une galerie sont occupées. Il convient aussi d'observer que ces cloisons sont

toujours d'une extrême minceur. Cette minceur est manifestement calculée sur la nécessité de ménager l'accès de l'air aux cellules profondes ; les petites loges initiales jouent sans doute jusqu'à un certain point le rôle de chambres à air.

On peut trouver parfois des cloisons doubles séparant deux cellules d'élevage. Dans ce cas, on observe toujours que la loge la plus profonde ne renferme que des cadavres de chenilles et de larves. Le doublement de la cloison a manifestement pour but ici d'isoler la cellule nouvelle du contact préjudiciable des matières en putréfaction contenues dans la loge plus âgée.

Contrairement à ce qui se passe pour l'*Anthophora parietina*, l'orifice d'entrée du nid au niveau du raccordement de la cheminée n'est jamais muré. Il faut en chercher la raison dans l'existence, au point commun de débouché des galeries, de la crypte initiale, sorte de carrefour où les guêpes nouvellement écloses risqueraient de s'égarer si l'orifice d'accès vers la cheminée de sortie se trouvait clos. Par contre, nous avons vu que l'orifice inférieur de cette dernière est souvent obturé.

Mode de construction. Utilisation des anciens nids. — Pour creuser son nid, le *R. anceps* commence par recueillir de l'eau dans son jabot afin d'en humecter la glaise, suivant en cela la coutume de l'*Anthophora parietina* et de nombreux hyménoptères nidifiants solitaires qui travaillent l'argile. Il mouille avec quelques gouttes d'eau prélevées au dehors, la région qu'il veut attaquer et avec ses mandibules réduit la terre humide en boulettes rugueuses de la grosseur d'un pois, qu'il rejette derrière lui successivement au dehors. Il creuse ainsi une cavité qui est destinée à former la crypte initiale. Lorsque cette dernière est devenue suffisamment profonde et spacieuse pour permettre à l'insecte de s'y mouvoir aisément, on voit la guêpe se retourner face à l'extérieur, et la tête dépassant seule à l'orifice du nid, commencer l'édification de sa cheminée. La terre nécessaire à la construction de cette dernière est prise en majeure partie aux parois des galeries en cours de forage. Pétrie par les mandibules, elle est agencée en minces boulettes successives tout autour de l'orifice de percée. Il suffit de quelques heures pour la construction d'une cheminée complète. Le travail se poursuit ainsi, l'insecte vaquant tantôt à l'édification

de la cheminée, tantôt au forage des galeries. De temps à autre, on le voit quitter le nid pour reprendre au dehors une nouvelle provision d'eau, indispensable au travail de l'argile.

Les boulettes de terre arrachées aux parois sont portées entre les pattes antérieures et la tête. Rejetées au dehors, elles s'accumulent sur le sol, au dessous de l'entrée du nid, décelant ainsi facilement à l'observation le travail du *Rhynchium*.

Le percement des galeries demande un temps assez long. J'ai observé une durée de quatre jours depuis le début de la percée jusqu'à l'aménagement définitif d'une première galerie. Les différentes galeries sont forées séparément et à des intervalles assez prolongés : le creusement d'une galerie nouvelle n'est en effet commencé qu'après remplissage intégral de la précédente. L'aspect du nid, tel que nous l'avons précédemment défini avec ses galeries divergentes, n'est donc réalisé que dans les nidifications anciennes.

La paroi interne des galeries est toujours lisse et unie. Souvent elle est revêtue d'un mince enduit de terre poli, dont la substance est prise à l'extérieur du nid. Parfois aussi cette surface interne se montre tapissée par une mince couche soyeuse avant le remplissage des cellules. Il s'agit alors de nids anciens dont les galeries ont été nettoyées et remises à neuf, en respectant le revêtement soyeux tissé par les larves antérieurement. En effet, de même que le *Rhynchium* utilise parfois à son profit les nidifications anciennes d'autres Euménides, telles que celles des *Synagris* (fig. 9), de même il se borne fréquemment à remettre en état les galeries vides et abandonnées de ses congénères. Dans ces conditions, le long et pénible travail de percement d'un nid personnel lui est épargné. Toutes les fois qu'elles le peuvent, les femelles en état de ponte utilisent pour leur propre compte les nidifications anciennes de guêpes de même espèce. Elles restaurent la cheminée, vident et nettoient les galeries internes des débris qu'elles contiennent. Lorsqu'à peu de frais elles les ont ainsi rendues utilisables, elles les obstruent momentanément par une mince cloison de terre, se réservant ainsi leur emploi ultérieur, et pour qu'aucun étranger ne vienne en faire usage. Nous avons fait remarquer plus haut que dans ces conditions les cloisons d'obstruction des galeries

vides simplement aménagées en vue d'une utilisation future, sont toujours simples. Elles ne sont multiples que lorsque les galeries sont occupées par un élevage.

Ponte et mode d'éducation des larves. — L'œuf est déposé dans la partie la plus reculée du couloir, tantôt appendu par son filament suspenseur, tantôt libre. Il est de couleur blanc-jaunâtre, à coque mince et mesure 5 millimètres. Aussitôt après la ponte, l'approvisionnement commence. Il s'effectue d'une façon accélérée, sans à-coups. L'œuf est *toujours muré avant son éclosion*, à la manière courante des Odynères de nos régions. On n'observe jamais chez le *R. anceps* le retard plus ou moins accentué, suivant les saisons, dans l'apport des proies, que nous avons signalé chez les *Synagris*. Jamais la guêpe-mère n'assiste à l'éclosion de sa larve. Aussitôt qu'une cellule est close avec son œuf et ses provisions, le *Rhynchium* commence le creusement d'un nouveau couloir de ponte, ou le remplissage d'une nouvelle cellule. Quelquefois, on peut constater le dépôt d'un approvisionnement partiel, avant la ponte. La guêpe commence à rassembler des proies dans une cellule avant d'y déposer son œuf. Nous reviendrons plus loin sur ce détail et sur sa signification.

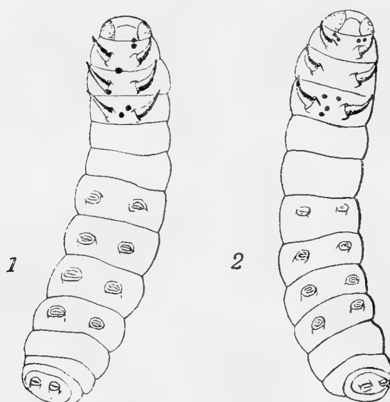


Fig. 12. — Deux chenilles de *Phycitina* paralysées par *R. anceps*, montrant la position des piqûres à la région antérieure. — × 2.

Les chenilles choisies sont assez uniformes quoique de plusieurs types. Les prédominantes sont des chenilles de *Phycitina* d'un rouge brun.

Habituellement une douzaine de proies constituent l'approvisionnement. D'une façon tout à fait exceptionnelle, j'en ai pu compter jusqu'à 26, de quatre types différents. Les chenilles sont assez fortement paralysées et portent les traces de plusieurs piqûres, à la région antérieure (fig. 12).

En 4 ou 5 jours, la larve, issue de l'œuf, a devoré

toutes ses provisions. Elle file son cocon vers le huitième jour et se nymphose de 10 à 20 jours plus tard. L'éclosion de l'adulte a lieu en moyenne au bout d'une vingtaine de jours.

Comme chez les Synagris, la rapidité de la ponte et de l'approvisionnement des diverses loges d'une même galerie sont loin d'être uniformes. On peut observer dans deux cellules successives deux œufs non encore éclos avec leur approvisionnement complet, ce qui témoigne d'une grande activité dans la besogne éducative, ou bien une larve très âgée dans la loge plus ancienne, alors que la plus jeune ne renferme encore qu'un œuf tout récemment pondu.

Comme nous l'avons vu, les diverses galeries constituantes d'un nid complet ne sont pas creusées et approvisionnées à la même époque. La période de ponte du *Rhynchium anceps* est fragmentée en périodes de ponte partielle. Chacune des galeries et son contenu correspondent à une période de ponte partielle, et les différentes périodes de ponte d'une même femelle sont séparées par des intervalles de temps assez longs, qui peuvent atteindre ou dépasser un mois. Lorsqu'une femelle a terminé la ponte et l'approvisionnement successifs de deux ou trois œufs qui devront donner les futurs habitants d'un même couloir, elle aménage une nouvelle galerie, l'occupe pour elle-même, mais n'y pond point tout de suite. Une période de repos s'établit, au cours de laquelle la guêpe garde le nid jusqu'à maturation de nouveaux œufs.

Au Dahomey, j'ai fait l'observation suivante : six nids différents, tous constitués à une seule galerie renfermant une ou deux cellules, sont constatés le 6 septembre. Les œufs ayant été retirés et les cellules vidées, les guêpes fondatrices réparent leurs nids et les réoccupent. Le 13 octobre, nouvel examen des nids. A cette date, ils se montrent tous constitués par leur unique couloir primitif restauré, sans aucune modification. Cinq des nids, quoique occupés par la femelle, sont encore entièrement dépourvus de ponte. *Un* seul renferme un œuf unique, tout récemment pondu, dont l'approvisionnement n'est pas encore commencé.

Ainsi, cinq semaines après la première ponte partielle, la deuxième série de ponte vient à peine de commencer à se

manifester. Entre la première et la deuxième série de ponte pour la femelle la plus active, il s'est écoulé plus de 37 jours.

D'autres couloirs examinés et vidés de leur contenu, le 23 avril, sont à nouveau visités le 18 mai. A cette date, ils sont encore exempts de toute trace d'œufs. Un seul présente un approvisionnement partiel précurseur.

On peut conclure de ces observations que les périodes d'activité reproductrice qui correspondent au remplissage des différentes galeries sont séparées par des intervalles d'environ un mois. Dans ces conditions, la période d'occupation d'un nid de Rhynchium du type courant, à cinq ou six galeries, par la femelle édificatrice, peut être considérée comme équivalente à une durée de cinq à six mois.

Inversion dès l'éclosion dans les galeries. Détermination du sexe dans les cellules. — Dans une même galerie, les différentes cellules superposées sont habituellement au nombre de deux, exceptionnellement de trois. Les larves qui occupent chacune de ces cellules ne sont naturellement pas de même âge. Les occupantes des cellules les plus profondes, provenant des œufs les plus anciens, sont plus âgées que celles qui les précèdent vers l'extérieur. Il s'ensuit que leur époque d'éclosion devrait être plus précoce et que les guêpes formées les premières dans la profondeur des galeries devraient, pour parvenir au dehors, traverser les élevages plus récents. Or, on constate qu'il n'en est jamais ainsi. Le *Rhynchium anceps* obéit à la loi générale qui régit la biologie des hyménoptères nidifiants solitaires. Le sexe des différents occupants d'une même galerie est nettement déterminé et, par suite, l'ordre d'éclosion de chacun d'eux se trouve réglé d'une façon à peu près invariable dans un ordre inverse de celui de la ponte. Les individus qui proviennent des œufs les plus jeunes et occupent l'entrée des couloirs sont des mâles qui éclosent les premiers. Les occupants des cellules profondes qui proviennent des œufs les plus anciennement pondus évoluent en femelles et éclosent les derniers. Les observations qui suivent donnent une idée de la marche de la croissance dans les différents sexes.

Observation I. — Dans une galerie percée perpendiculairement à la surface d'un mur, je rencontre, le 8 novembre, trois

larves ayant achevé de dévorer leurs aliments. Transportées au laboratoire, ces larves s'y nymphosent : L'externe (larve III) et la moyenne (larve II), le 22 novembre ; l'interne (larve I), le 20 novembre. Les dates d'éclosion des adultes sont les suivantes :

Larve III : 13 décembre ♂ (durée de la nymphose, 21 jours).
Larve II : détruite accidentellement le 12, à la veille de son éclosion.
Larve I : 14 décembre ♀ (durée de la nymphose, 24 jours).

Ainsi le retard apparent dans l'évolution larvaire des larves externes a été rapidement compensé par une accélération marquée de leur nymphose par rapport à celle de la larve interne. La durée du temps nymphal n'a guère été que de vingt et un jours pour la larve la plus jeune, au lieu de vingt-quatre jours pour la plus ancienne.

Observation II. — Dans une deuxième galerie du même nid, de même orientation que la précédente, je trouve, le 8 novembre, trois cellules dont le contenu est le suivant :

Loge III (externe) : un œuf et sa provision intacte de 8 chenilles.
Loge II (moyenne) : une jeune larve de 5 millimètres avec une provision non encore dévorée de 12 chenilles.
Loge I (interne) : une larve de 15 mm. et un reste de provision de 4 chenilles.

L'œuf de la loge III éclot le 9 novembre. L'évolution des trois larves jusqu'à la transformation en nymphe s'accomplit dans les conditions suivantes :

La larve III (externe)	file son cocon	le 17	novembre.
La larve II (moyenne)	—	14	—
La larve I (interne)	—	13	—

La nymphose a lieu respectivement pour les larves III et II, es 27 et 28 novembre ; pour la larve I, le 5 décembre.

Ainsi, jusqu'au tissage du cocon, l'ordre de l'évolution reste conforme à celui de la ponte : la larve, la première éclose, est en avance de quatre jours sur la troisième, de un jour sur la première. Ultérieurement, l'ordre de croissance devient inverse, et le temps qui s'écoule depuis le tissage du cocon jusqu'à l'apparition de la nymphe proprement dite, se réduit à dix jours pour la larve III, alors qu'il s'élève à quatorze jours pour la deuxième et à vingt-deux pour la première. Les dates d'éclo-

sion n'ont pas été notées par suite de la mort par accident des nymphes en expériences.

On voit donc que c'est ici surtout pendant la période pronymphale, que se traduit l'accélération du développement de la larve externe *qui arrive à se transformer deux fois plus rapidement que la larve la première éclose.*

Cependant, il n'en est pas toujours ainsi; dans certains cas, jusqu'à l'apparition de la nymphe, le développement suit une progression conforme à l'ordre de ponte, et c'est seulement après la mue nymphale, pendant le stade de nymphe proprement dit, que se produit l'accélération du développement des larves externes. Ainsi :

Observation III. — Le 10 novembre, dans une galerie parallèle à la surface du mur, je rencontre trois larves ayant achevé leurs provisions. La larve I (interne) a déjà tissé sa coque. La larve II (moyenne) file son cocon au laboratoire le 13, et la larve III (externe) file le sien le 14 novembre.

L'apparition de la nymphe a lieu pour la larve I, le 20 novembre ; pour la larve II, le 23 ; pour la larve III, le 25. — Les dates d'éclosion des adultes sont dans leur ordre respectif :

Larve II :	13 décembre	(durée de la nymphose,	20 jours).
Larve I :	14 —	—	24 —
Larve III :	17 —	—	22 —

On voit qu'ici, ce n'est qu'au cours du stade nymphal que la larve II a pu prendre une certaine avance sur la larve la plus ancienne. Quant à la larve III, la plus jeune, bien que la durée de son évolution nymphale ait été plus brève que celle de la larve I, elle s'est trouvée, par une exception remarquable, et en raison du retard de son évolution antérieure, devancée dans son éclosion par les deux autres.

Un autre exemple tiré d'une seconde galerie du même nid montre que c'est encore au cours de la nymphose que se manifeste l'inversion dans l'ordre d'apparition des adultes.

Dans cette galerie se trouvent deux larves ayant déjà tissé leur cocon. Toutes deux se nymphosent le 16 novembre. La larve II a donc réussi déjà à rattraper l'évolution de la première. Elle éclôt le 6 décembre, alors que la larve I n'éclôt que deux jours plus tard.

L'accélération des éclosions dans les loges externes dépend du sexe. Lorsque deux cellules sont superposées, la plus externe donne un mâle, la plus interne une femelle. Lorsqu'une galerie renferme trois cellules superposées : habituellement la plus profonde donne une femelle, et les deux autres plus externes deux mâles. Le sexe est déterminé dans l'œuf. Il ne dépend pas des conditions extérieures. Les cellules sont toutes semblables et l'approvisionnement est le même pour les différentes larves. Des expériences que j'ai réalisées, en faisant varier la température et la nutrition des larves, n'ont donné aucun résultat. J'ai pu obtenir, par réduction de l'approvisionnement, des individus de taille inférieure de moitié à la normale, mais sans réussir à en faire varier le sexe.

En vertu du déterminisme du sexe, les occupants externes des galeries ne sont pas gênés dans leur développement par l'éclosion des larves plus âgées. Il arrive cependant parfois que les différents occupants d'une même galerie parviennent à l'éclosion en même temps, ou même que les plus internes éclosent avant ceux qui les précèdent. Ainsi, de deux larves trouvées dans une galerie le 22 avril, la plus interne éclôt le 25 mai, tandis que l'externe ne paraît à l'état adulte que le 28. Il y a donc des exceptions à la règle. Cependant le dommage qui peut en résulter est limité par ce fait que les guêpes nouvellement écloses restent souvent deux ou trois jours immobiles avant de quitter leur cellule. Il n'est pas rare de rencontrer dans les nids de *Rynchium* des adultes capables de voler qui n'ont point encore abandonné leur loge de développement.

Modification de l'instinct chez le Rynchium anceps. — Nous avons vu que l'instinct de construction du *Rynchium* admet des modifications importantes. Tantôt les guêpes creusent elles-mêmes leurs galeries, tantôt elles utilisent, en les aménageant avec un soin spécial qui nécessite un discernement particulier, les anciens nids de leurs congénères ou ceux d'autres Euménides. Elles savent donc adapter aux circonstances, en cherchant à en tirer le meilleur profit, leurs aptitudes constructrices.

Ce discernement n'apparaît pas moins lorsqu'on vient à troubler d'une façon quelconque leur besogne de nidification. Si l'on ouvre un nid de *Rynchium* en endommageant partiel-

lement la galerie occupée par la guêpe, on voit celle-ci la reconstruire en y adaptant une nouvelle cheminée construite avec la terre prélevée *à l'intérieur* aux parois de la galerie en cours de réfection. Si l'on se borne à briser la cheminée extérieure sans toucher au nid lui-même, la guêpe refait une autre cheminée en prenant cette fois la terre *à l'extérieur*.

Nous avons vu également que, lorsque le *Rhynchium* obture ses galeries de ponte, il le fait différemment suivant qu'il s'agit de galeries vides simplement aménagées à neuf, ou de galeries complètement approvisionnées. Enfin le discernement de l'insecte se fait également jour pendant la période d'approvisionnement. On sait que l'approvisionnement n'est jamais ralenti chez le *Rhynchium*. Même, pendant la saison où les proies sont rares, l'œuf est toujours muré avec son approvisionnement au complet, avant son éclosion. C'est qu'en effet, pour compenser les effets de la rareté des proies en saison défavorable, le *Rhynchium anceps* commence souvent à récolter des chenilles *et à les mettre en réserve avant de pondre*, ce que ne font jamais les *Synagris*. L'insecte sait aller au-devant des difficultés de la saison pour effectuer convenablement ses élevages et coordonner ses actes de façons variées en vue d'une fin éducatrice nettement déterminée.

Les parasites et commensaux du Rhynchium anceps. — Je n'ai pu observer que le *Mesostenus tripartitus* Brullé comme parasite direct dans les nids du *R. anceps*. Sans doute en faut-il chercher la raison dans la perfection de son mode de construction, et dans le soin avec lequel cet Euménide obture ses galeries de ponte par des cloisons multiples. Les chenilles d'approvisionnement sont aussi quelquefois dévorées en partie par les larves de Braconides commensaux, qui se bornent à prélever pour leur propre compte une faible partie de la proie. Nous reviendrons plus loin sur ces pseudo-parasites.

Les nidifications anciennes peuvent être à leur tour occupées par des mellifères solitaires qui en aménagent la cheminée et les galeries pour leur propre compte, après le départ des précédents occupants.

B. — **Rhynchium aureo-maculatum** Sauss.

Signalé par de Saussure de Java et du Sénégal, ce *Rhynchium* est, comme le précédent, un type d'habitat largement soudanien. On l'observe du Dahomey au Niger. Il nidifie également dans les murs de pisé et dans les levées de terre argileuse abritées du soleil et de la pluie. J'ai observé souvent ses nidifications au Soudan sur la paroi des terriers de Phacochères et d'Oryctéropes.

Le type de la nidification est tout à fait simple et primitif. La guêpe creuse dans l'épaisseur des murs une logette de 2 ou 3 centimètres de profondeur, perpendiculaire à la surface, y dépose un œuf fixé à la paroi et l'approvisionne rapidement de chenilles qui sont du même type que celles choisies par les *Synagris*. L'approvisionnement terminé avant l'éclosion, l'orifice de la logette qui ne renferme jamais qu'un œuf est obturé à l'aide d'un tampon de terre arraché aux parois voisines; puis une autre cellule est creusée à proximité de la première et ainsi de suite. Les différentes loges forées par une même femelle sont ainsi groupées au voisinage les unes des autres sur un même pan de mur, au nombre d'une dizaine environ (fig. 13). Leur présence se reconnaît à des bandes d'érosion, de grattage superficiel du pisé correspondant aux endroits où la guêpe a prélevé la terre nécessaire à l'obturation des alvéoles. Il n'y a jamais superposition de plusieurs cellules. La guêpe femelle n'habite point ses loges et ne demeure pas elle-même à son nid.

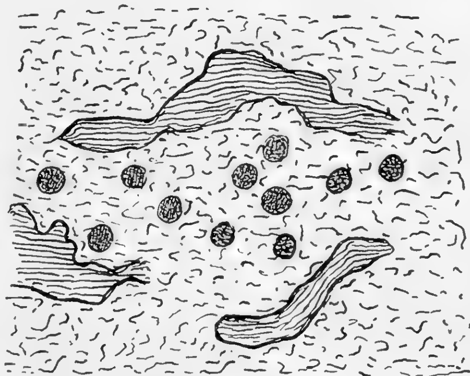


Fig. 13. — Traces laissées par la nidification du *Rhynchium aureo-maculatum*, à la surface d'un mur. Les orifices des galeries de ponte sont encadrés par des zones de grattage du pisé.

La durée d'évolution des larves paraît plus longue que dans l'espèce précédente : des larves ayant terminé leur croissance le 10 octobre ne se sont nymphosées que plus de deux mois

après. Par contre, la durée dela ponte et de l'approvisionnement des galeries est plus rapide que chez le *R. anceps*. Deux nids commencés le 3 octobre ont été trouvés murés cinq jours plus tard.

C. — **Rhynchium synagroïdes** Sauss.

Ce *Rhynchium* décrit par de Saussure du Gabon et de l'Afrique tropicale est peu répandu en Afrique occidentale française. Abondant au Congo, je ne l'ai observé que dans le Bas-Dahomey, dans la région de Bopa-Athiémé. Il existe sans doute, en plus grande fréquence, dans la basse Côte d'Ivoire. Ses habitudes nidificatrices sont très simples et très analogues à celles de l'aureo-maculatum. Il creuse des cellules indépendantes groupées au voisinage l'une de l'autre dans la terre battue des habitations indigènes. Mais il paraît rechercher les endroits obscurs, et s'établit de préférence sur le plancher ou à la base des murs à l'intérieur des cases. Il garnit ses cellules d'une façon massive. Les chenilles recueillies au Bas-Dahomey dans les nidifications de ce *Rhynchium* ont été rapportées par M. Chrétien au groupe des Pyralides. Trois espèces différentes figuraient dans le même approvisionnement.

On comptait une dizaine de ces chenilles dans chaque cellule.

D. — **Rhynchium marginellum** F.

Le *Rhynchium marginellum* F. est assez répandu dans les régions côtières de l'Afrique occidentale. Il est moins abondant au Soudan. J'ai observé ses nidifications dans le bas et le moyen Dahomey.

L'instinct nidificateur de ce *Rhynchium*, comme celui de certaines Odynères européennes, telles que l'*Ancistrocerus parietum*, et l'*A. callosus*, paraît assez plastique. On constate, en effet, que le *Rhynchium marginellum* peut présenter deux modes différents de nidifications.

Le plus habituellement, l'insecte nidifie dans l'épaisseur des montants de bois des habitations indigènes. C'est dans de telles conditions que je l'ai observé au Bas-Dahomey. Il perce un trou dans les piliers de bois tendre, les tiges creuses et sèches

de mil qui sont employées pour la clôture des cases. A ce trou d'entrée, qui est nu, fait suite une galerie de quelques centimètres de longueur, aménagée dans la moëlle et suivant la longueur.

Cette galerie sert à la constitution de deux ou trois cellules successives, approvisionnées hâtivement en commençant par le fond et séparées par des opercules de terre les unes des autres. Les différentes galeries creusées par une même femelle au cours de ses pontes diverses sont indépendantes. L'approvisionnement est banal et primitif, l'œuf fixé par un pédoncule. La durée d'évolution de l'insecte depuis l'œuf, au Dahomey, à 25° C. de moyenne, est d'environ un mois. Un œuf éclos le 10 août a donné une larve qui a filé son cocon le 16. L'éclosion a eu lieu le 11 septembre. Pour d'autres nids, j'ai observé les temps suivants :

I. Ponte de l'œuf, 9 oct. Eclosion, 11 oct. Nymphose, 23 oct. Éclosion de l'adulte (♂), 7 nov.
II. Éclosion de l'œuf, 9 oct. Nymphose, le 23. Éclosion de l'adulte (♂), 7 nov.
III. Ponte de l'œuf, 9 oct. Éclosion de l'œuf, 11 oct. Cocon, 17 oct. Nymphose, 24 oct. Éclosion de l'adulte (♀), 8 nov.

Le *R. marginellum* peut aussi nidifier, dans les régions plus soudaniennes, directement dans le pisé des murs. Il forme alors, comme dans l'épaisseur des tiges de bois, mais ici perpendiculairement à la surface et non longitudinalement, une galerie de 5 à 6 centimètres de profondeur qu'il sépare par des cloisons en deux ou trois cellules successives. Les cellules sont approvisionnées rapidement et murées comme précédemment. Ces changements dans le choix du milieu de nidification sont laissés sans doute au hasard des circonstances, et déterminés surtout, pensons-nous, par la prédominance locale, tantôt des murs de terre, tantôt des murs de chaume, dans les habitations humaines. Il semble qu'il y ait dans ce sens une adaptation curieuse de l'insecte aux conditions de la construction humaine, qui sont elles-mêmes régies par les circonstances géographiques.

Dans les régions côtières où le bois est abondant et les pluies fréquentes, les constructions humaines en terre battue sont rares. L'indigène construit surtout des cases de chaume sup-

portées par des montants de bois. Ce sont ces derniers qui constituent le milieu habituellement choisi par le Rhynchium pour l'établissement de ses galeries. Dans les régions soudanaises, au contraire, où les murs en pisé remplacent presque partout ceux de chaume, le *Rhynchium* s'est adapté de préférence au forage des murs de terre.

Les cellules de ponte étant superposées dans une même galerie, on voit, selon l'usage, les plus profondes donner naissance à des femelles, les plus externes à des mâles. Chez ces derniers, l'évolution est un peu plus rapide que chez les femelles ; toutefois la différence est moins accusée que pour le *R. anceps*.

L'approvisionnement étant massif et banal, les œufs n'éclosent qu'après l'obturation des loges. Le nombre des chenilles variait de 8 à 27 dans les différentes cellules que j'ai observées. J'ai noté de grandes variations également dans le poids total de la nourriture réservée aux différentes larves. Ainsi, dans une galerie, la loge externe (♂) renfermait 8 chenilles d'un poids total de 0 gr. 25. La cellule moyenne, 21 chenilles d'un poids total de 0 gr. 50. L'interne (♀) 27 chenilles (poids total : 0 gr. 65). Il y aurait donc ici des différences dans le degré d'alimentation suivant les sexes. Mais ces différences ne sont pas constantes, puisque dans d'autres nids l'approvisionnement de diverses loges, plus uniforme, variait de 0 gr. 45 à 0 gr. 50 ; il n'y avait pas de distinction à ce sujet entre les cellules des ♂ et les cellules des ♀.

Les chenilles que j'ai retirées des galeries du *R. marginale* ont été rapportées en majorité par M. Chrétien au groupe des *Pyralina*.

Les Braconides commensaux des Synagris et des Rhynchium. — A l'exception du *Mesostenus tripartitus* qui peut être rencontré un peu dans tous les nids des Euménides de l'Afrique occidentale, les nids des *Rhynchium* que nous avons étudiés ne renfermaient pour ainsi dire pas de parasites propres. En revanche, j'ai pu mettre en évidence, au Dahomey, l'existence assez constante dans les nids de certains de ces Vespides, de petits Braconides qui se comportent biologiquement non pas comme des parasites, mais comme des commensaux. Ces Braconides ont été étudiés et décrits récemment par notre ami M. J. Bequaert

(1916-*b*). Nous en connaissons deux espèces, l'*Euvipio commensalis* et l'*Allodorus major*. Le premier a été rencontré à Agouagon (Dahomey moyen) dans les nids de *Rhynchium aureo-maculatum* Sauss et de *Synagris sicheliana* Sauss. Le second dans le nid de *Rhynchium anceps* Grib. Ils ont tous deux la même évolution.

L'œuf est déposé sur une des chenilles de l'approvisionnement, sans doute à l'intérieur du nid. J'ai trouvé assez fréquemment cet œuf en extrayant les chenilles de cellules tout fraîchement approvisionnées. La larve (fig. 14) effectue toute sa croissance aux dépens de cette *unique* chenille. Son accroissement offre ceci de particulier qu'il est très rapide. En deux jours, elle a terminé son alimentation et se tisse immédiatement un cocon de soie assez épais qui la met désormais à l'abri des atteintes de l'Euménide dont la larve commence seulement à ce moment à sortir de l'œuf et à s'alimenter. L'adulte éclôt en une dizaine de jours. A cette époque, la larve-hôte a cessé de se nourrir. La biologie de ces curieux commensaux est donc basée sur une rapidité d'évolution larvaire qui leur permet de devancer celle de l'Euménide. Le tort causé à l'hôte est insignifiant. Une seule chenille est prélevée par le commensal pour son alimentation complète.



Fig. 14. — Larve d'*Allodorus major* commensale de *R. anceps*. — × 6.

III. — LES ODYNÈRES.

A. — **Odynerus bellatulus** Sauss.

Je n'ai observé cette Odynère qu'en début de nidification, à Séno, près de Bamako, dans le Haut-Sénégal-Niger. Elle est indiquée par de Saussure, qui l'a décrite, du Sénégal et de l'Égypte. Je ne l'ai point rencontrée dans les autres régions de l'Afrique occidentale.

L'*O. bellatulus* perce les murs en pisé des habitations comme l'*O. tropicalis*. Elle nidifie dans les crevasses. L'entrée de ses galeries, abritée dans un renfoncement, est simple et dépourvue

de manchon d'accès ou d'entonnoir. Les nids que j'ai rencontrés se composaient d'un unique boyau ; mais il ne m'a pas été possible de reconnaître si plusieurs cellules s'y superposaient.

La guêpe travaille en rejetant au dehors des boulettes de terre à la façon habituelle. Elle est active et s'envole très brusquement de ses galeries.

Dans une des galeries que j'ai étudiées, j'ai trouvé déjà rassemblées 4 petites chenilles de Conchylis de 6 millimètres de longueur, mais sans aucune trace d'œuf. Il est manifeste, par conséquent, que cette guêpe commence à approvisionner avant de pondre, comme le fait le *Rhynchium anceps*. Il est intéressant de remarquer que les circonstances extérieures se trouvaient être d'ailleurs les mêmes que pour ce dernier lorsque cette observation a été faite.

Dans les deux cas, il s'agissait de nidifications commençantes effectuées tout au début de l'hivernage, alors que la saison de ponte n'était encore qu'à sa période initiale. Ces données, quoique incomplètes, me permettent cependant d'établir que l'*O. bellatulus* approvisionne ses loges d'une façon accélérée, massive, et qu'elle commence à recueillir ses proies avant d'être en état de ponte, au moins au début de la saison.

B. — **Odynerus (Ancistrocerus) Roubaudi** Bequaert.

Notre ami, M. J. Bequaert (1916-*a*) a décrit sous ce nom une petite Odynère très affine à l'*O. massanensis* Sss., dont j'ai observé la nidification au Soudan. J'ai rencontré plusieurs nidifications de cette Odynère dans un nid ancien de *Synagris calida* occupé lui-même par des galeries de *Rhynchium anceps*, à la station de chemin de fer de Nafadié, entre Bamako-Toukoto sur la voie ferrée du Kayes-Niger.

Le nid de l'*O. Roubaudi* Beq. se compose de petites galeries indépendantes, de quelques millimètres de large, et de 1 centimètre de longueur, creusées superficiellement dans la terre argileuse. L'entrée est surmontée d'un court manchon d'accès rectiligne, tronqué brusquement et qui est lui-même obturé par un opercule à la fin de la nidification. Je n'ai rien observé de particulier dans la nidification de cette Odynère. A en juger par

les restes et les excréments de chenilles demeurées dans les loges anciennes, l'approvisionnement doit être massif et accéléré. Je n'ai pas assisté à la nidification active de cette petite Odynère. Des restes du *Mesostenus tripartitus* ont été trouvés dans une cellule.

C. — **Odynerus tropicalis** Sauss.

Signalée par de Saussure qui l'a décrite (1852) d'Abyssinie, cette Odynère est répandue dans toute l'Afrique occidentale soudanaise. J'ai étudié plus particulièrement ses nidifications au Dahomey, dans la région moyenne. Comme pour les précédentes guêpes solitaires, on ne l'y observe pas toute l'année, mais seulement pendant les périodes humides. Son époque d'apparition dans cette région commence à la fin d'avril. Elle disparaît vers la fin de novembre. Au Soudan (latitude de Mopti), elle n'apparaît qu'en juillet.

Le nid est creusé comme celui du *Rhynchium anceps* dans l'épaisseur des murs de terre. Il se compose de petites galeries de 3 à 4 centimètres de longueur, d'un calibre de 3 millimètres, le plus souvent bifurquées (fig. 16), chaque branche ne comportant d'ordinaire qu'une seule cellule, rarement deux, situées bout à bout.

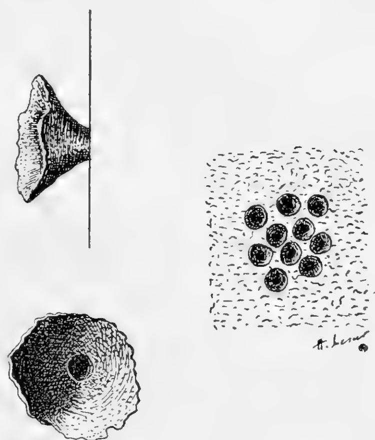


Fig. 15. — Aspect, sur les murs, des nidifications de l'*O. tropicalis*. — A gauche, pavillon d'accès, de face et de profil ; à droite, orifices juxtaposés des galeries diverses après l'éclosion. — Grandeur naturelle.

Les différentes galeries de ponte creusées par la même guêpe suivant ses besoins, à des époques différentes, sont d'ordinaire indépendantes. Parfois cependant, elles communiquent au niveau d'un couloir initial très court, aboutissant à l'orifice d'entrée. Ce dernier est surmonté d'une sorte de petit entonnoir (fig. 15), formé de fines particules de terre agglomérées, s'ouvrant largement vers le dehors, et construit dès le début du

percement de la galerie. Quoique indépendantes, les différentes galeries d'une même femelle sont groupées dans le voisinage les unes des autres; seule, celle à laquelle la guêpe travaille est ornée de l'entonnoir, et apparaît à l'extérieur. Lorsque le travail éducateur a pris fin dans cette galerie, l'orifice est muré et l'entonnoir détruit. Une nouvelle galerie est alors creusée à proximité immédiate de la précédente. Souvent même la guêpe s'occupe simultanément de deux galeries connexes dont les orifices sont juxtaposés.

Les nidifications anciennes de l'*Odynerus tropicalis* se reconnaissent sur les murs à une série de petits pores, largement ouverts (fig. 15) qui sont les orifices propres de galeries indépendantes provenant d'une même guêpe et abandonnées par leurs occupants. Comme pour les précédentes Solitaires perceuses de pisé, les galeries diverses d'un même nid, qui sont creusées à des époques différentes suivant la règle courante chez les guêpes solitaires, ne sont pas ouvertes simultanément au dehors, lorsque le nid est occupé par la fondatrice et ses élevages. Cependant, comme nous le verrons plus loin, on peut parfois trouver deux galeries ouvertes où la guêpe travaille simultanément. Les figures 15 font comprendre une disposition assez fréquente dans le nid de cette Odynère, où l'on voit deux galeries connexes abriter l'une un élevage sur ses fins, l'autre un élevage qui commence à peine. Les deux galeries s'ouvrent à proximité l'une de l'autre et l'Odynère partage ses soins entre chacune. Nous apprécierons plus loin l'importance biologique d'une telle disposition du nid.

Mode d'éducation des larves. — Bien que son mode de nidification apparaisse comme assez primitif, l'*Odynerus tropicalis* témoigne d'habitudes éducatrices infiniment plus évoluées que celles des autres Odynères actuellement connues. C'est qu'en effet, cette petite Odynère n'approvisionne pas ses loges de proies amassées à l'avance. Elle nourrit ses larves d'une façon typique, *au jour le jour*, à l'aide de petites chenilles paralysées, mais entières, qui sont déposées toujours en très faible nombre à portée de la larve jusqu'à la fin de sa croissance. Jamais l'œuf n'est muré dans sa cellule avec des provisions amassées en hâte. La guêpe, d'après ce qu'il m'a été donné de connaître

de ses procédés éducateurs, après avoir pondu son œuf, surveille son éclosion dans la galerie, à la manière des Synagris supérieures. Ce n'est d'ordinaire qu'au moment de l'éclosion, ou peu de temps avant, que la proie est apportée à l'œuf. Habituellement on observe, à la disposition de la jeune larve qui vient d'éclore, une seule petite chenille, plus rarement deux, jamais plus de trois. Au fur et à mesure de la croissance, les proies sont renouvelées, comme chez les *Synagris cornuta* ; elles sont toujours en très petit nombre. Il est des cas où la jeune larve est vue à jeun dans sa cellule, pendant que la guêpe-mère est partie en chasse. Enfin ce n'est que lorsque l'alimentation larvaire est complètement achevée que la larve est murée dans sa cellule. Dans aucune des cellules closes renfermant des larves, que j'ai examinées, je n'ai pu constater la moindre trace de provisions.

Le mode éducateur de cette Odynère africaine se manifeste donc comme l'un des plus parfaits que nous connaissions chez les guêpes solitaires. Il est plus parfait que celui des Bembex ou des autres Fouisseurs qui approvisionnent au jour le jour, mais sans attendre absolument la fin de la croissance larvaire pour clore la cellule. A ce titre également, il est supérieur au mode ralenti des *Synagris*. Il ne peut être comparé qu'à celui de la *Synagris cornuta*. Ce n'est point un approvisionnement massif rendu plus ou moins tardif sous l'influence de la saison. Les nidifications que j'ai observées de cette Odynère étaient des nidifications en pleine activité d'hivernage. J'ai d'ailleurs dit plus haut que la guêpe ne se maintient pas en nidification active, dans les régions de climat soudanien, pendant la saison sèche. Son mode éducateur typique au jour le jour témoigne donc d'habitudes régulières et normales.

On observe également chez l'*Odynerus tropicalis* que la grosseur de la proie servie aux larves est proportionnée à celle de la larve. C'est un discernement du même ordre que celui dont font preuve les *Bembex* d'après les observations diverses de Fabre, de Wesenberg Lund, de Bouvier, etc. Aux larves à peine sorties de l'œuf, j'ai constaté que de très petites chenilles étaient fournies, n'excédant pas 4 à 5 millimètres. Aux larves plus âgées sont apportées des proies qui atteignent aisément un centimètre

de long. Chez les *Synagris* à approvisionnement ralenti saisonnier, on n'observe rien d'analogue.

Éducation simultanée de plusieures larves. — L'examen des nids de l'*Odynerus tropicalis* témoigne encore que la guêpe a rompu, d'une autre manière, avec les procédés habituels d'élevage des guêpes solitaires du groupe auquel elle appartient. On constate, en effet, chez cette Odynère, des tendances fort intéressantes et tout à fait nouvelles à l'éducation simultanée de plusieures larves. Tandis que, d'une part, l'approvisionnement s'est ralenti, puisque la guêpe nourrit au jour le jour, de l'autre, l'élevage tend à s'accélérer par la mise en train simultanée de deux larves. Je résumerai ici la disposition que m'ont offerte les différents nids de cette curieuse Odynère que j'ai eu l'occasion d'examiner au Dahomey.

Observation I. — 30 mai. Dahomey. — Trois orifices groupés en triangle à un centimètre l'un de l'autre décèlent l'entrée de *trois nids* différents ; peut-être y a-t-il association de fondatrices.

Premier nid. — Le premier nid est formé de deux galeries, l'une supérieure, l'autre inférieure, bifurquant d'un court vestibule commun (fig. 16, B). Ces deux galeries sont *librement ouvertes*. Le fond de la galerie inférieure est occupé par une pronymphe. La partie initiale, par une larve ayant achevé de dévorer ses provisions, mais non murée. Longueur totale de la galerie 0 m. 035, largeur 0 m. 003.

Fig. 16. — Principaux aspects des nidifications de l'*O. tropicalis* observées au Dahomey. — *A*, nid de l'obs. IV, à éducation simultanée dans deux galeries connexes, 1 et 2 ; *B*, nid de l'obs. I, à éducation simultanée dans deux galeries partant d'un même orifice ; *C*, nid de l'obs. II, même disposition, montrant l'alternance de l'élevage dans les deux galeries ; *œ*, œuf ; *c*, chenilles d'approvisionnement ; *l*, larve ; *pn*, pronymphe ; *n*, nymphe. — Sub-grandeur naturelle.

La galerie supérieure est occupée en avant par la guêpe. Au fond,

se trouve une petite chenille et une très jeune larve à peine sortie de l'œuf, dont la dépouille est fixée à la paroi du couloir. Longueur totale de cette galerie, 0 m. 03.

Deuxième nid. — Même disposition bifurquée. Deux galeries. Au fond de l'une, une nymphe murée, au fond de l'autre, une larve ayant achevé de s'alimenter. La guêpe est en train de murer cette larve sans aucune provision.

Troisième nid. — Une seule galerie verticale de 0 m. 03. Au fond, une larve à la moitié de sa croissance, sans provision aucune, quoique non murée. La guêpe, probablement partie en chasse, n'a pas été vue au nid.

Observation II. — 31 mai. Dahomey. — Nid isolé. De l'orifice part un couloir horizontal de un centimètre de largeur, puis le nid bifurque en deux galeries : l'une, supérieure, l'autre inférieure, toutes deux librement ouvertes (fig. 16, *C*).

La galerie supérieure est occupée antérieurement par la guêpe. Au fond se trouvent deux petites chenilles de 0 m. 005 dont la partie postérieure est animée de mouvements vifs, et une jeune larve de 0 m. 002 à peine, dévorant les restes d'une troisième petite chenille.

La galerie inférieure est occupée au fond par une larve ayant achevé sa croissance et murée sans provisions. La partie antérieure n'est encore occupée par aucun élevage.

Observation III. — 1er juin, Dahomey. — Nid récent, à une seule galerie de 0 m. 03 non bifurquée. Au fond se trouve un œuf appendu à la paroi par un filament suspenseur, sans aucune provision.

Observation IV. — 3 juin. Dahomey. — Nid à deux orifices contigus, librement ouverts, disposés l'un au-dessus de l'autre, mais juxtaposés, appartenant par suite à la même guêpe (fig. 16, *A*). L'orifice inférieur conduit librement dans une galerie rectiligne de 0 m. 03 présentant au fond, un œuf fixé à la paroi, non éclos, et une petite chenille (fig. 16, *A*, *2*).

L'orifice supérieur offre la disposition bifurquée courante. L'une des galeries renferme deux cellules murées qui contiennent des nymphes de moins en moins âgées. L'orifice de cette galerie renferme, au fond, dans une cellule murée, une pronymphe ; et, en avant, dans la partie qui communique directement avec l'extérieur, une larve en pleine croissance avec trois chenilles d'approvisionnement (fig. 16, *A*, *1*).

On voit par ces observations que l'Odynère n'attend pas toujours que l'élevage d'une larve ait pris fin pour en commencer un autre. Bien différente, en cela, des autres Odynères connues, et des Euménides diverses que nous avons précédemment étudiées, elle commence fréquemment à aménager une nouvelle galerie, pendant qu'elle nourrit une larve ; très souvent même

elle y pond et commence l'éducation du nouvel œuf avant d'avoir achevé celle de la précédente larve. Ses soins sont alors partagés entre deux cellules différentes d'un nid et ces cellules communiquent librement l'une avec l'autre.

La disposition *alternée* si constante des élevages successifs dans les deux galeries bifurquées d'un même nid montre que c'est là une pratique courante chez cette Odynère. Son mode d'élevage échappe donc d'une façon complète aux principes de l'éducation solitaire. Les habitudes fondamentales d'éducation chez les Euménides et les guêpes solitaires, en général, se trouvent ici en voie de transformation intégrale.

Durée de l'évolution. —Nature des proies. — Les observations que j'ai pu faire permettent de penser que la durée de l'éducation d'une larve est d'environ une semaine. Une larve ayant atteint la moitié de sa taille le 3 juin, file son cocon le 7 et se nymphose le 13. Une nymphe formée le 6 juin éclot le 25. On peut, d'après ces données, estimer à un mois environ la durée d'évolution totale de l'insecte.

Les chenilles utilisées par l'*Odynerus tropicalis* sont paralysées, non malaxées. Quelquefois leur région postérieure manifeste des mouvements très vifs. Deux chenilles recueillis dans un nid de cette Odynère ont été reconnues par M. Chrétien comme appartenant au groupe des Pyralidines. Quelquefois ce sont de petites chenilles poilues dont il est fait usage.

Modifications de l'instinct. — Comme chez les précédentes guêpes solitaires, on peut constater bien des preuves d'une variabilité adaptative de l'instinct éducateur ou constructeur, suivant les circonstances.

Très souvent l'Odynère, au lieu de percer elle-même ses galeries, utilise, comme le *Rhynchium anceps*, des galeries déjà existantes ou des perforations artificielles de l'argile (trous de clous).

Les dimensions données aux entonnoirs d'accès varient suivant que la surface du mur est exposée ou non aux influences extérieures. C'est dans les endroits obscurs dissimulés aux regards et abrités du vent et de la pluie, que la guêpe donne à son pavillon l'épanouissement maximum. En plein air, et dans les endroits bien en vue, le pavillon est réduit à quelques bavures de terre.

Lorsque des perturbations sont apportées à un élevage en cours, la guêpe modifie immédiatement la série normale de ses actes éducateurs. Ainsi, j'ouvre un nid dans lequel se trouve une femelle gardant un œuf au fond d'une galerie non approvisionnée. La guêpe, après avoir constaté le dommage, s'empare de son œuf, le saisit entre ses mandibules, s'éloigne avec lui dans le fond de la galerie, puis l'emporte au dehors pour revenir encore examiner son couloir ; sans doute, elle est à la recherche d'une galerie vide intacte pour déposer son œuf. N'en trouvant pas, l'œuf est finalement rejeté au dehors. Le lendemain, une nouvelle galerie est creusée à côté de la précédente.

Dans un autre nid, la guêpe est trouvée gardant une jeune larve de 0 m. 003 et deux petites chenilles d'approvisionnement. Le nid ayant été ouvert, la guêpe évacue immédiatement son élevage en cours en le rejetant au dehors, puis on la voit se retourner vers le fond de la cellule qui contient une larve murée, ayant cessé de s'alimenter, et renforcer l'épaisseur de la cloison. L'instinct de construction s'est substitué intégralement à l'instinct nourricier pour sauver l'élevage primitif. L'entrée de la cellule est obturée par un épais bouchon de terre ; puis la guêpe abandonne ce nid et entreprend dans le voisinage le percement d'une nouvelle galerie.

Parasites. — Je n'ai observé dans les nids de l'*Odynerus tropicalis* qu'un seul parasite, le Cryptine *Mesostenus tripartitus* Brullé, déjà signalé dans les nids précédents. Un *Anthrax* a été vu cherchant à pondre dans le nid de l'Odynère.

IV. — LES EUMÈNES.

Biologie de l'Eumenes tinctor Christ.

L'*Eumenes tinctor* Christ. est une des Euménides africaines dont la dispersion géographique est la plus étendue. Elle se rencontre en Asie et à Madagascar indépendamment de toute l'Afrique tropicale.

En Afrique occidentale française, cette Eumène présente une zone d'extension incomparablement plus vaste que les espèces précédentes. C'est aussi celle dont la dispersion en

latitude est la plus constante et la moins influencée par les saisons. Tandis que les précédentes guèpes solitaires s'éloignent ou cessent de nidifier en saison sèche dans les zones soudaniennes les plus voisines du désert, l'*Eumenes tinctor* peut être observée toute l'année jusque dans la partie la plus septentrionale de la boucle du Niger.

Nidification. — Ses modes. — Du Sénégal au Dahomey, de la côte aux confins sahariens, les nidifications de cette Eumène se rencontrent sur la plupart des murs, à l'intérieur ou à l'extérieur des habitations. On les rencontre aussi, mais plus rarement, dans la brousse, fixées aux troncs ou aux branches des arbres, plus rarement aux feuilles, ou aux tiges de graminées robustes.

Lorsque le nid est fixé sur une large surface plane, comme la surface d'un mur, les cellules diverses sont disposées en une seule rangée linéaire et le nid prend l'aspect d'une longue bande régulière (nid en bande, fig. 19). Plus rarement, les cellules sont accolées sans ordre les unes aux autres en plusieurs rangées irrégulières (nid en mosaïque, fig. 18).

Enfin, lorsqu'ils sont fixés à une liane ou à une branche mince, les nids sont agencés d'une manière tout autre. Ils affectent l'aspect d'une boule de terre ovoïde (nid en boule ou en pomme de terre, fig. 17). Dans ce cas, les différentes loges sont masquées extérieurement par un crépissage compact et homogène, absolument lisse extérieurement, qui empâte uniformément les cellules et ne permet plus de les distinguer.

La cellule la plus récente en cours d'approvisionnement se reconnaît immédiatement, dans toutes les formes de nidification, à son architecture plus fine qui n'est point masquée par une

---

Fig. 17. — Nid « en pomme de terre » montrant l'emballement des loges dans un crépissage général compact et homogène. — Haute-Gambie. — Réd. 1/5 gr. nat.

Fig. 18. — Nid « en mosaïque ». — Les différentes loges sont individualisées : le crépissage général secondaire fait défaut. — Haute-Gambie. — Gr. nat.

Fig. 19. — Nidification normale, en bande, en voie d'élaboration. — La dernière loge vient à peine d'être édifiée et montre son architecture propre. L'orifice d'entrée est ouvert et la cellule encore vide. — Haute-Gambie. — Réd. 1/5 gr. nat.

Fig. 20 et 21. — Deux cellules vues par la face interne montrant les différences d'épaisseur de la paroi : fig. 20 dans un nid du Soudan, à paroi exagérément renforcée par aberration de l'instinct en saison sèche; fig. 21 dans une nidification normale. — Gr. nat.

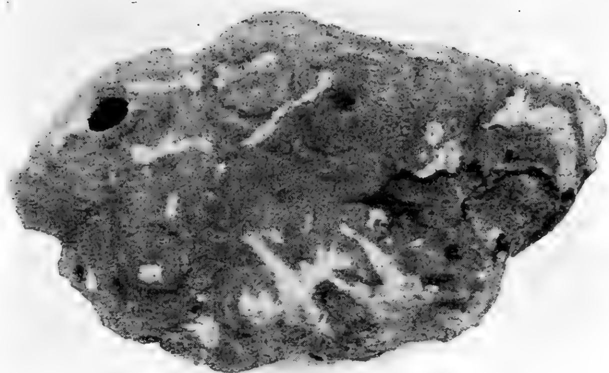

Fig. 18.


Fig. 17.


Fig. 19.


Fig. 20.


Fig. 21.

Nidification de l'*Eumenes tinctor* Christ.

cimentation secondaire. Elle se présente sous l'aspect d'une petite loge ovalaire, à parois minces mesurant 0 m. 025 de longueur sur 0 m. 05 de largeur moyenne et qui porte au centre de sa surface extérieure convexe, un orifice d'entrée aux bords légèrement retroussés (fig. 19 en haut; fig. 21). Lorsque l'approvisionnement est terminé, l'orifice est muré et ses bords en saillie disparaissent. Puis le plus souvent un crépissage général, parfois disposé en plusieures couches (fig. 22), est appliqué sur la cellule dissimulant plus ou moins sa délicate structure. Dans les nidifications de saison sèche, au Soudan, il y a ainsi souvent renforcement exagéré de la paroi des cellules (fig. 20).

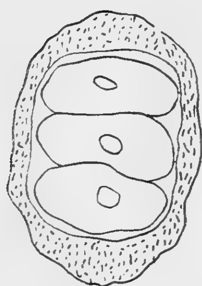


Fig. 22. — Coupe horizontale d'un nid renforcé d'*E. tinctor*, du Soudan, montrant l'emballement des loges dans un crépissage secondaire.

La guêpe n'habite jamais ses loges. Elle se borne à y déposer l'œuf et ses provisions. Il y a d'ailleurs une disproportion marquée entre les dimensions de l'Eumène adulte et celles de ses cellules d'élevage.

Le nombre des cellules édifiées par une même guêpe au cours de sa nidification dépasse souvent 25 : j'ai compté jusqu'à 38 loges dans un seul nid, disposé en bande de 0 m. 43 de long, observé en Haute-Gambie. Mais un chiffre aussi élevé ne s'observe qu'en hivernage. Habituellement, le chiffre moyen des cellules n'excède pas 15 à 20 ; au plein de la saison sèche, les nids ne comptent même, bien souvent, pas plus de 4 à 5 loges. Quoi qu'il en soit, dans des conditions favorables, la capacité de reproduction de l'*Eumenes tinctor* dépasse de beaucoup celle des autres Vespides antérieurement étudiés.

Approvisionnement. — Ses variations saisonnières. — Lorsqu'on l'observe en hivernage dans les régions côtières, l'*Eumenes tinctor* paraît nidifier d'une façon constante suivant le mode *massif accéléré*. Après avoir fixé son œuf au fond de la cellule, suivant le mode habituel, l'Eumène approvisionne en hâte et obture la cellule bien avant l'éclosion. Il n'y a jamais, dans ces conditions, qu'un seul œuf par cellule (fig. 22), et les éclosions se font régulièrement d'une façon progressive dans les différentes loges

du nid en partant de la plus ancienne. C'est sous cette forme que j'ai observé toutes les nidifications de l'*Eumenes tinctor* dans toute l'Afrique occidentale côtière pendant la période des pluies franches.

Dans des conditions favorables, l'*Eumenes tinctor* nidifie très rapidement. En quarante-huit heures, on lui voit former et garnir successivement 4 à 5 cellules. Mais les choses vont tout autrement en saison sèche et surtout dans les régions où se font sentir de façon intense les influences désertiques.

Nous avons dit que l'*Eumenes tinctor* est le seul de nos vespides solitaires qui se maintiennent dans les régions les plus septentrionales sahéliennes de la boucle du Niger jusqu'à la fin de la saison sèche. J'ai observé ses nidifications actives en février-mars, dans la région de Niamey-Tillabery, en avril à Gao, en mai à Tombouctou, en juillet à Mopti. Toutes les précédentes guêpes solitaires disparaissent ou suspendent leur besogne éducatrice dans des régions aussi arides, à ces époques de l'année. Mais, si l'*Eumenes tinctor* continue encore à nidifier, ses élevages ne vont pas sans subir l'important contre-coup de conditions atmosphériques aussi défectueuses. On assiste alors, en même temps qu'à une réduction considérable du nombre des cellules dans les nidifications, à un ralentissement marqué dans l'apport des proies avec tendance obligatoire à l'approvisionnement au jour le jour. Enfin, les choses étant poussées à l'extrême, on constate que la pénurie des proies suscite des perturbations absolument radicales dans le sens éducateur de la guêpe.

Tandis que, pendant l'hivernage, l'approvisionnement est toujours accéléré et massif, j'ai observé au Soudan, en saison sèche, dans des cellules encore ouvertes et faiblement approvisionnées, des larves atteignant plus de un centimètre de longueur. Tous les intermédiaires peuvent être rencontrés entre ce type d'éducation au jour le jour et l'occlusion des loges avant l'éclosion de l'œuf. Ce ralentissement dans l'approvisionnement des cellules, qui aboutit à l'alimentation de la larve au jour le jour, est bien *imposé* par les conditions de *misère* dues à la sécheresse. J'ai constaté, en effet, qu'à la même époque de l'année au bord de rivières telles que la Casamance où les conditions de

sécheresse saisonnière ne se font pas sentir, l'approvisionnement accéléré subsiste normalement.

A. *Aberrations saisonnières de l'instinct éducateur. — Multiplicité des pontes dans une même cellule.* — Chez l'*Eumenes tinctor*, en raison de la grande dispersion géographique de l'espèce, des modifications profondes, apportées par le climat à l'éducation des larves, peuvent être observées.

Ferton (1911) a observé dans une cellule de *Sphex maxillosus* et dans une loge d'*Ammophila*, la ponte de deux œufs dans une même cellule. Cette anomalie, tout à fait accidentelle pour ces espèces, coïncidait, dans les deux cas, avec des circonstances atmosphériques défavorables, qui, survenant au moment de la nidification et rendant impossible sa poursuite normale, avaient obligé les guêpes pressées de pondre à rouvrir leur nid pour évacuer leur œuf. Chez l'*Eumenes tinctor*, les circonstances de saison sèche déterminent au Soudan d'une façon constante, pendant plusieurs mois chaque année, des anomalies de même nature, et plus accusées encore.

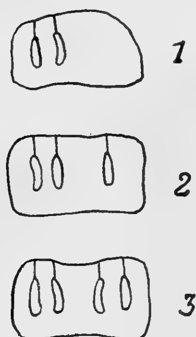


Fig. 23. — Pontes multiples dans trois cellules de l'*E. tinctor*. — Nidification de saison sèche au Soudan. — Boucle du Niger. — Les œufs sont fixés par leur filament suspenseur.

Dans toute la boucle du Niger, de février à juin, j'ai observé d'une façon générale, dans la plupart des nids de ce Vespide, *le dépôt de 2 à 4 œufs dans une même cellule* (fig. 23). Ces œufs sont pondus à des moments différents mais parfois très rapprochés. Ordinairement, pressée par le besoin de ponte au cours de l'éducation de son premier œuf, la femelle en dépose un second au sein de la masse des chenilles. Mais j'ai observé des cas où, en vingt-quatre heures, 3 œufs peuvent être pondus dans la même cellule.

Parfois, la pénurie de proies étant absolue, les guêpes ne se trouvent plus en état de subvenir même à l'approvisionnement partiel de leur cellule. On les voit alors murer des loges complètement vides après y avoir pondu un ou plusieurs œufs. On rencontre ainsi fréquemment dans des cellules vides et closes des œufs isolés sans provisions. Enfin les guêpes peuvent aban-

donner leurs œufs dans des cellules vides sans même prendre la peine de les murer ensuite. Elles se débarrassent alors purement et simplement des œufs dont elles ne peuvent assurer le développement, en les déposant sans aucun soin dans une cellule vide.

Le dépôt de plusieurs œufs dans une loge équivaut au sacrifice des œufs les plus récemment pondus au bénéfice de la larve qui éclôt la première. On voit, en effet, dans ces conditions la larve la plus âgée se nourrir aux dépens des œufs ou des larves plus jeunes qu'elle. Lorsque l'approvisionnement en chenilles n'a pu être assuré par la guêpe-mère, que d'une manière incomplète, par défaut de proies, il est clair que le dépôt d'œufs en surnombre dans la cellule y corrigera, dans une certaine mesure, l'insuffisance d'apport alimentaire. C'est vraisemblablement à cette raison utilitaire, de fortune, que correspond la pratique si courante en période de disette de la multiplication des pontes dans une même loge. Toutefois, lorsque l'approvisionnement en chenilles fait complètement défaut, toutes les larves écloses des œufs sont condamnées à périr et la multiplication des pontes n'a plus de portée utile ; aussi, dans beaucoup de cas, les guêpes ne prennent-elles plus alors le soin d'obturer leur cellule de ponte.

B. — *Exploitation parasitaire des nids voisins par aberration du sens éducateur.* — Les perturbations de l'instinct éducateur de l'*Eumenes tinctor* provoquées par la disette peuvent aller plus loin encore. Certaines guêpes trouvant des difficultés trop grandes à l'établissement de leur nidification renoncent à construire des loges pour y déposer leurs œufs. Elles abandonnent ceux-ci dans les cellules des femelles voisines, faisant preuve alors de véritables tendances *parasitaires*.

J'ai observé à Gao la ponte d'une femelle étrangère, pendant l'absence de la fondatrice, dans une cellule en cours d'approvisionnement renfermant un œuf et quelques chenilles. J'ai pu voir la femelle étrangère passer en revue la nidification de sa voisine et, découvrant la loge ouverte en cours d'approvisionnement, repousser les chenilles et y déposer son œuf.

Dans un autre nid, j'ai fait une observation analogue : une guêpe dépose son œuf dans une loge déjà garnie de quelques

chenilles et d'un œuf précédemment pondu. Cette guêpe observée en cours de ponte n'est pas la fondatrice. Aussitôt après son départ, j'observe en effet l'arrivée d'une deuxième guêpe plus petite, portant une chenille à son nid. Un combat a lieu entre les deux femelles et la fondatrice chasse l'étrangère. Mais celle-ci ne s'éloigne pas d'une façon définitive; elle fait au nid des retours fréquents, au cours desquels elle ne prend aucune part à l'entretien des cellules ou à l'apport des proies. Elle ne semble s'intéresser à la nidification de sa voisine que pour y abandonner ses œufs. Une nouvelle cellule ayant été construite par la guêpe fondatrice, je compte, vingt-quatre heures après, 3 œufs dans cette cellule, ce qui paraît bien indiquer que le même manège de ponte à deux s'est répété cette fois encore.

Constamment d'ailleurs on peut voir, dans les régions très sèches, des femelles d'*Eumenes tinctor* explorer successivement les différentes nidifications de même espèce qui s'observent dans un lieu donné, sans doute à la recherche de loges ouvertes, propices au dépôt de leurs œufs. L'emprunt des nids étrangers doit être une habitude très constante chez cet Euménide, comme terme extrême des modifications apportées à l'instinct maternel par les conditions trop rigoureuses de la sécheresse saisonnière. On peut voir dans cette curieuse transformation de l'instinct l'origine de véritables tendances parasitaires.

De ce qui précède, on peut conclure que toutes les transitions possibles se manifestent entre ces aberrations curieuses de l'instinct éducateur provoquées par la disette : c'est d'abord le ralentissement de l'approvisionnement qui permet l'éclosion de la larve et le commencement de son développement avant l'occlusion de la cellule. Puis, comme contre-coup immédiat, la ponte ayant été retardée, c'est le dépôt de deux ou plusieurs œufs dans une même cellule approvisionnée. Enfin, les proies devenant de plus en plus rares, les œufs sont déposés dans une cellule qui est murée sans approvisionnement, ou qui est abandonnée telle quelle. Finalement c'est la suppression totale de toute construction et le dépôt des œufs dans le nid des voisines.

Ces aberrations du mode éducateur, qui se répètent régulièrement chaque année dans les régions sahéliennes, réduisent

d'une façon considérable la reproduction des représentants de l'espèce qui restent cantonnés dans ces régions prédésertiques. Alors que dans les zones côtières la nidification s'accomplit normalement, chaque femelle pouvant donner naissance, dans les conditions les moins bonnes, à une vingtaine de descendants, ici l'espèce pendant au moins six mois de l'année est astreinte à une nidification précaire ne dépassant guère 5 à 6 cellules en moyenne.

C'est là une preuve remarquable de l'imperfection des adaptations de l'insecte à certaines des zones géographiques qu'il fréquente.

Les modifications de l'instinct éducateur sont plus ou moins prononcées suivant les individus. Il est des femelles qui continuent à assurer un élevage à peu près régulier, tandis que d'autres moins actives ou plus âgées y renoncent complètement. Les variations individuelles jouent donc un rôle important dans le déterminisme de ces perturbations.

Chose curieuse, et dont l'importance mérite d'être signalée, au plus profond de la disette et des perturbations qu'elle entraîne, jamais on ne voit les guêpes tenter de s'approprier les proies récoltées par les voisines. Bien plus, lorsqu'à grand peine, une femelle est parvenue à approvisionner une de ses loges, si l'on vient à toucher aux proies ou à la cellule, les chenilles quoique intactes, sont rejetées au dehors et abandonnées immédiatement. Nous reviendrons plus loin sur ce détail de l'instinct de l'Eumène et sur l'importance biologique qu'il y a lieu de lui attribuer.

C. — *Tendances aberrantes aux associations entre guêpes différentes. — Dissociation démentielle des actes éducateurs sous l'influence de la disette.* — L'influence prolongée des conditions défavorables de la saison peut aboutir enfin, chez l'*Eumenes tinctor*, à des modifications, plus radicales encore, des habitudes éducatrices. Des femelles isolées peuvent tendre à s'associer en spécialisant leurs actes éducateurs sous une forme unique. Ces associations, à vrai dire très imparfaites, et qui s'effectuent sans direction utile définie, sous l'affolement des circonstances, n'en sont pas moins les manifestations originelles d'une évolution vers les habitudes éducatrices des guêpes supérieures.

J'ai observé à Gao deux nidifications rapprochées (fig. 24 — A et B) visitées en commun par deux guêpes différentes. L'une des guêpes (n° 1) paraît seule s'occuper de la construction et de l'approvisionnement des loges, dans les deux nids. L'autre guêpe (guêpe n° 2) n'a jamais été vue prenant part à l'édification des cellules. Elle dépose ses œufs dans les loges construites par la guêpe n° 1. Elle n'approvisionne pas, mais surveille les loges et en évacue le contenu lorsqu'elles sont endommagées, de concert avec la guêpe n° 1.

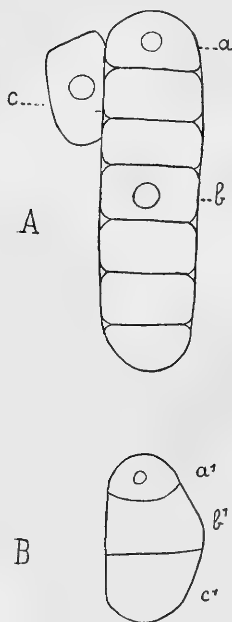


Fig. 24.

Ainsi, je fracture partiellement les loges *a b c* du nid A. La loge *a* renferme des œufs et un approvisionnement de chenilles; la loge *b* une larve ayant dévoré ses provisions. Quant à la cellule *c* qui est nouvellement formée et encore vide, j'y place quelques chenilles prélevées sur l'approvisionnement de *a*. Les deux guêpes, de retour au nid, font disparaître les chenilles et les œufs contenus dans les cellules *a* et *c*, en les rejetant l'une et l'autre au dehors.

Cette sorte de police des élevages est toute la part prise par la guêpe 2 à la nidification, en dehors de celle du dépôt de ses œufs. Quant à la guêpe 1, ses fonctions et son activité nidificatrice sont beaucoup plus étendues. Au début de mes observations, le 29 avril, cette guêpe m'a paru nidifier normalement, construisant une loge et l'approvisionnant de 9 chenilles en vingt-quatre heures, malgré la rigueur de la saison. Puis, sans doute à la suite des gros efforts dépensés par elle pour assurer cet élevage, son activité, comme on va le voir, change complètement de forme. Le 29 avril, elle construit, approvisionne et mure une cellule du nid A. Le 30, elle passe au nid B, en répare les loges b^1, c^1 que j'ai endommagées et construit une cellule entièrement nouvelle a^1. Puis, revenant au nid A, elle mure la loge *b* dont j'ai retiré la larve et qui est entièrement vide. Elle mure de même les loges *a* et *c* qui ont été également dépouillées de leur contenu

Elle retourne alors au nid B, auquel elle étend sans aucune nécessité ses facultés maçonnes, en murant l'orifice de la nouvelle cellule a^1 construit par elle le matin même, et qui n'a reçu aucun œuf ni aucune provision. Deux fois de suite, dans la journée, je détruis l'opercule de terre apposé par la guêpe à cette cellule. Les deux fois, la guêpe le répare immédiatement. J'ouvre encore une fois cette loge vide et j'y place une petite larve prise dans la cellule inférieure b^1. La guêpe, sans se soucier de la larve trop jeune qui est déposée dans cette cellule sans provisions, sans même prendre le soin de la rejeter au dehors, la mure dans la loge vide en reconstruisant immédiatement son opercule. Puis, négligeant la cellule b^1 qui est ouverte, elle passe encore une fois au nid A, et rapporte une nouvelle couche de terre aux opercules intacts qu'elle a étendus quelques heures avant aux cellules vides.

Pendant toute cette journée, la guêpe s'est donc uniquement spécialisée dans la fonction maçonne, par une extension irraisonnée et sans objet de cette fonction, aux dépens des autres actes éducateurs. Tous les autres travaux qui concourent à la nidification normale ont été suspendus; l'instinct éducateur, dérouté, s'est absorbé dans un tâche uniforme et stérile.

C'est sans doute à une telle déformation des facultés nidificatrices qu'est dû le renforcement anormal et parfaitement inutile de la paroi des nids, qui s'observe si couramment dans les régions sahéliennes. Le revêtement externe du nid est souvent quintuplé d'épaisseur (fig. 20 p. 45), et cela sans objet réel. C'est qu'alors les guêpes, arrêtées dans leur éducation normale, concentrent toute leur activité sur la seule faculté maçonne, qui peut encore se manifester sans gêne.

Les curieuses modifications psychiques que nous venons d'exposer doivent être interprétées comme la résultante des difficultés excessives apportées à l'accomplissement normal des facultés éducatrices par la saison. Sous l'influence de l'excès de travail imposé par la récolte des proies aux guêpes fondatrices, les différents actes associés couramment dans un certain ordre pour la mise en œuvre complète de l'instinct éducateur ne peuvent plus se succéder d'une façon courante. On les voit alors se disjoindre, se dissocier, s'exerçant de manière disharmonique,

quasi démentielle, sans lien aucun avec le but éducateur primitif. C'est le cas de la guèpe A, chez laquelle l'instinct de construction a été étendu d'une manière irraisonnée, exclusive, sans doute transitoirement. C'est également celui des guêpes que nous avons vues abandonner complètement l'approvisionnement et la construction de leurs cellules. Les habitudes de ponte sont ici seules persistantes, comme correspondant à la nécessité physiologique de l'évacuation des œufs mûrs. Les guèpes conservent la coutume de rechercher, pour évacuer leurs œufs, des cellules, mais, n'en construisant plus pour elles-mêmes, *elles s'en débarrassent* dans celles des nids voisins. C'est là tout ce qui subsiste de la série des actes associés dont la succession normale est nécessaire à l'accomplissement parfait des fonctions maternelles.

Enfin, nous avons vu que ces tendances à l'unification et à la simplification de la besogne éducatrice, finissent par aboutir à des *associations aberrantes* entre deux guèpes solitaires dont l'une remplit les fonctions d'ouvrière et de mère, tandis que l'autre satisfait surtout ses aptitudes reproductrices. A vrai dire encore très imparfaites et mal définies, ces associations n'en offrent pas moins un intérêt particulier, parce qu'elles permettent de saisir sur le fait les causes déterminantes directes d'une évolution brusque fondamentale des habitudes de nidification solitaire des Euménides, vers celles des guêpes sociales. Ce sont encore les influences climatériques qui sont à la base de cette transformation radicale de l'instinct.

Toutes ces aberrations profondes de l'instinct éducateur, qui, en climat soudanien, se répètent chaque année pendant 4 ou 5 mois au minimum et aboutissent à une réduction extrême des élevages chez l'Euménide en question, doivent être interprétées comme un témoignage contraire au principe bien connu de l'instinct infaillible et immuable.

L'Eumenes tinctor nous apparaît comme une espèce imparfaitement adaptée à sa grande dispersion géographique. C'est sur de telles espèces qu'on pourra sans doute à la longue constater des transformations morphologiques et biologiques imputables aux facteurs lamarckiens.

Variations dans le culte des œufs suivant les saisons. — Nous venons de voir que, lorsque les conditions de saison rendent la

recherche des proies exagérément difficile, les guêpes sacrifient une partie de leurs œufs, en multipliant leurs pontes dans une même cellule, ce qu'elles ne font jamais en hivernage lorsque la totalité de l'élevage peut être assurée.

J'ai pu reconnaître d'ailleurs, directement par l'expérience, que les égards accordés par les guêpes à leurs œufs se modifient suivant la saison.

Chez la plupart des Solitaires précédentes, toutes les fois qu'une cellule de ponte se trouve lésée, simplement dans son architecture ou son approvisionnement, l'œuf, même lorsqu'il est absolument intact, est impitoyablement sacrifié. La guêpe le rejette au dehors et recommence un élevage nouveau. L'*Eumenes tinctor* se comporte de même en saison sèche. Ainsi, au Soudan, j'ai fait les observations qui suivent. D'une cellule en cours d'approvisionnement où sont déposés deux œufs, j'extrais toutes les chenilles en laissant les œufs soigneusement intacts. A son retour, la guêpe femelle constatant la perturbation apportée à son élevage arrache les deux œufs et les rejette au dehors. — Dans un autre nid de la même localité (Gao), une cellule renfermant deux œufs et plusieurs chenilles est fracturée ; mais les œufs et l'approvisionnement sont absolument respectés. La guêpe, de retour au nid, examine l'état de sa loge et sans chercher à la réparer évacue immédiatement tout le contenu de la cellule. — Dans la Haute-Casamance, à Kolda, en saison sèche, j'ouvre l'orifice d'une loge approvisionnée que la guêpe-mère vient d'obturer sous mes yeux. La cellule elle-même ainsi que son contenu sont laissés intacts. A son retour la guêpe, qui porte entre ses mandibules une boulette de terre, constate l'ouverture de sa cellule : au lieu de la refermer sur place, elle en expulse immédiatement tout le contenu.

On pourrait multiplier les exemples analogues. Le manque de ménagement à l'égard des œufs pondus est constant pendant la saison sèche.

En hivernage, il n'en est plus ainsi. J'ai observé en fin août à Bamako (Haut-Sénégal-Niger) un nid à 5 loges d'*E. tinctor*, qui représente le début d'une nidification accélérée d'hivernage (fig. 25). Dans les loges les plus anciennes (1 et 2) l'œuf vient à peine d'éclore et la larve est encore suspendue aux débris du

chorion. Elle se laisse pendre verticalement sur la proie, qui est constituée par une seule grosse chenille de géométride. Je soustrais les deux larves, et dans les trois loges plus récentes (*3*, *4* et *5*) dont l'œuf n'est pas encore éclos, je fais disparaître la totalité de l'approvisionnement en respectant absolument l'œuf correspondant.

Six heures plus tard, je constate que les loges les plus anciennes 1, 2 et 3 sont laissées ouvertes et vides. L'œuf de la loge *3* a été arraché et expulsé. Quant aux cellules *4* et *5*, la guèpe les a réapprovioionnées et murées en respectant leurs œufs. Il y a donc eu *épargne* des œufs les plus récents, ce qui ne se constate jamais lorsque les conditions d'apport des proies sont peu favorables.

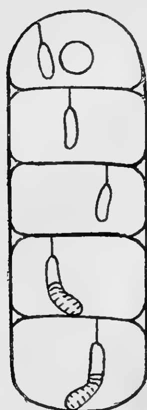


Fig. 25.

On voit ainsi combien le souci de la progéniture est influencé chez notre Euménide par les plus ou moins grandes facilités de nidification. Lorsque les conditions saisonnières rendent l'élevage difficile, *l'œuf finit par ne plus compter*. Les guèpes se débarrassent, en tout ou en partie, des œufs qu'elles produisent. Lorsqu'au contraire les conditions de la saison rendent la recherche des proies facile, *les œufs sont ménagés ;* les loges d'élevage peuvent être ainsi multipliées et les nidifications acquièrent toute leur ampleur.

Nature des proies. — Variations saisonnières dans leur nombre et leurs dimensions. — Les chenilles qui prédominent nettement dans les nids de l'*E. tinctor* en hivernage sont des chenilles de Géométrides (Arpenteuses). Plus rarement, j'ai rencontré des chenilles de Sphingides. La fixité du type est ici beaucoup plus grande que dans les précédentes espèces d'Euménides.

Autant que possible les chenilles choisies sont de grande taille : 0 m. 04 de longueur sur 0 m. 004 à 0 m. 005 de largeur. *Une seule* peut alors constituer l'approvisionnement intégral d'une cellule. C'est ce qu'on observe dans les nidifications rapides de l'hivernage, dans lesquelles les chenilles choisies étant de forte taille sont toujours en très petit nombre. Ainsi l'approvisionnement des cellules marche très rapidement et la guèpe,

tout en satisfaisant complètement à l'éducation de ses œufs successifs, ne se dépense pas en efforts exagérés.

Mais en saison sèche, surtout dans les régions où les ressources en chenilles sont médiocres, les types choisis sont forcément quelconques et de taille souvent réduite. Dans les localités prédésertiques où l'instinct de l'Eumène subit des modifications si apparentes, la variété des proies est la plus grande. C'est ainsi qu'à Gao prédominaient les chenilles de Piérides et de Noctuelles. Parmi ces dernières M. P. Chrétien a reconnu des formes de *Plusia*, de *Mamestra*, et plusieurs chenilles de *Prodenia littoralis*.

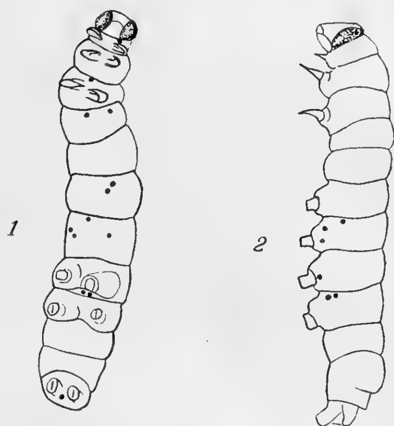


Fig. 26. — Deux chenilles paralysées par l'*E. tinctor*, montrant la trace des piqûres (points noirs). — 1, chenille de Noctuelle du g. *Plusia* à 13 piqûres ventrales; 2, chenille de *Pieris*, portant 6 piqûres sur les côtés outre les ventrales. — × 2.

Dans les nids du Niger, j'ai cependant vu prédominer encore des chenilles de Géométrides mais d'ordinaire très grêles (0m.002). Leur nombre pouvait alors atteindre une douzaine par cellule. On conçoit ainsi que les efforts imposés à la guêpe par la recherche et l'apport de ces proies multiples impriment à la marche normale de la nidification des retards considérables. C'est là l'origine incontestable des modifications plus ou moins complètes, que nous avons énumérées plus haut, de l'instinct éducateur.

Les parasites de l'Eumenes tinctor. — J'ai relevé dans les nids de l'*E. tinctor* différents hyménoptères parasites, Chrysides, Ichneumonides. L'un des plus constants est un *Cryptide*, le *Mesostenus tripartitus* Br., dont la présence a été également constatée chez la plupart des précédentes Euménides, en particulier chez l'*Odynerus tropicalis* (voir ci-dessus).

L'œuf du parasite paraît déposé sur l'œuf de la guêpe. J'ai rencontré de toutes jeunes larves d'*E. tinctor* à peine sorties de l'œuf, qui portaient sur elles une petite larve de Cryptus en

train de les dévorer. Après s'être nourrie aux dépens de la larve de la guêpe, qui trop jeune ne peut lui fournir qu'un aliment incomplet, la larve parasite s'attaque aux provisions et termine son accroissement en dévorant une partie des chenilles. Le développement est assez rapide. Une larve éclose le 18 août, file son cocon le 22 et l'adulte éclôt le 6 septembre.

Il y a, parfois, plusieurs *Mesostenus* par loges. J'ai rencontré dans la Haute-Gambie, à Guénoto, ce parasite de l'*E. tinctor*, au nombre de *4 individus* par loge, évoluant chacun dans une petite cellule à part. Le développement des différents individus était alors de moitié plus réduit que lorsque le Cryptide évolue individuellement dans une loge.

Les Tachinaires parasites des chenilles sont assez fréquentes dans les nids de l'*E. tinctor*. J'ai relevé entre autres la présence des espèces suivantes : *Sturmia conspicua* Meig., *Stomatomyia sinaïca* Vill... Mais le diptère le plus répandu dans les nids de l'Euménide est un Sarcophagide, le *Pachyophtalmus* (*Sphixapata*) *pelopei* Rond. = *P.*, *signatus* Meig. Tandis que les deux premières espèces doivent être considérées comme des parasites accidentels introduits avec les chenilles, le *Pachyophtalmus* se comporte véritablement comme un parasite spécifique.

Signalé par Brauer et Rondani comme obtenu de nids de *Pelopæus spirifex* et *P. cæruleus*, on doit envisager ce diptère comme adapté d'une façon générale au parasitisme des nids aériens d'Hyménoptères paralysants Solitaires (1). Sa biologie à l'état larvaire indique bien qu'il vit d'une façon appropriée aux dépens des proies inertes et paralysées servant à l'approvisionnement du nid.

Dans le nid de l'*Eumenes tinctor*, j'ai observé que les larves de *Pachyophtalmus* sont parasites externes des chenilles d'approvisionnement. On les voit, à la période initiale de leur développement, se gorger du sang et des liquides internes des chenilles paralysées. Elles prennent alors la coloration générale des proies attaquées. A cet état, le mode d'alimentation de ces larves est absolument comparable à celui des larves de Muscides hémophages parasites des mammifères et des oiseaux à peau

(1) G. et E. Peckham ont obtenu d'autre part le *Pachyophtalmus aurifrons*, des nids de *Trypoxylon rubrocinctum*.

nue (Roubaud 1915). Comme autre trait de ressemblance, la mue du deuxième stade reste fixée à l'arrière de la larve ainsi que nous l'avons signalé (1912) chez les larves d'Auchmeromyies parasites de l'homme et des mammifères.

Lorsque la chenille attaquée s'est flétrie, la larve du diptère qui a alors atteint un stade avancé et témoigne une croissance active, perfore plus avant les téguments de la chenille. Elle pénètre à son intérieur lorsqu'elle n'a pas à sa disposition une provision abondante de chenilles fraîches et dévore les organes internes en respectant plus ou moins les téguments.

La croissance des larves du *Pachyophtalmus* a lieu en deux à trois jours. Puis intervient un jour de jeûne et la larve se nymphose en donnant une pupe légèrement arciforme. Je n'ai point rencontré d'œufs de diptère dans les cellules parasitées. Le *Pachyophtalmus pelopei* est vraisemblamblement vivipare à la manière de la plupart des Sarcophagides.

La pupe du *Pachyophtalmus* éclôt en une quinzaine de jours. De pupes formées le 7 novembre, j'ai obtenu l'éclosion le 23. Ici se pose un problème que je n'ai pu résoudre, à savoir le mode de sortie de la jeune mouche. La cellule étant murée et la larve de la guêpe ne pouvant parvenir à l'éclosion puisque ses provisions ont été dévorées, on pourrait penser que les mouches écloses sont condamnées à périr, comme c'est le cas pour les tachinaires introduites accidentellement dans les nids avec les chenilles d'approvisionnement. Mais toute l'évolution du parasite indique bien une adaptation normale aux proies nues, inertes mais vivantes et par suite aux cellules closes, des hyménoptères solitaires qu'elles parasitent. J'ai trouvé dans des nids anciens d'*E. tinctor* de nombreuses pupes du diptère ouvertes et vides sans aucune trace de mouches ; je n'ai pas vu l'orifice aux parois des cellules. Il est possible que ces orifices aient été masqués ultérieurement par un replâtrage secondaire du nid.

Tout porte à croire que les adultes du *Pachyophtalmus*, au moins dans certains cas, parviennent à s'échapper de leur cellule close par leurs propres moyens, mais le mécanisme de cette effraction nous échappe. On peut penser cependant aussi que dans la majorité des cas les larves du Sarcophagide se comportent comme celles des Braconides commensaux dont nous

avons fait connaître plus haut le mode de vie dans la cellule. Devançant l'évolution de la larve de l'hyménoptère, elles se pupifient au moment où celle-ci entre en croissance active et pourrait devenir dangereuse pour elles ; lorsque leur éclosion se produit, les mouches attendent dans la cellule celle de l'hyménoptère qui en s'échappant lui-même de sa loge les rend à la liberté.

Lorsque les larves sont en petit nombre dans une cellule, elles doivent certainement jouer ce rôle de commensalité. Mais il n'en est certainement pas ainsi lorsque, comme dans les nids que j'ai eus sous les yeux, leur nombre entraîne la destruction totale de l'approvisionnement et celle de la larve de l'Eumène.

Biologie de l'Eumenes esuriens F.

L'*Eumenes esuriens* F., qui existe en Asie et en Afrique tropicale, est assez peu fréquent en Afrique occidentale. La collection du Muséum en possède des individus provenant du Sénégal. Personnellement, je n'ai observé cet Eumène qu'au Soudan, à Mopti, sur les bords du Bani, où j'ai rencontré en saison sèche quelques nidifications isolées de la guêpe.

Les nids sont assez semblables à ceux de l'*E. tinctor*, mais de dimensions plus réduites. Ils sont disposés en bandes étroites dans lequelles les différentes loges se succèdent en série linéaire. Chaque cellule mesure $0^{m},015$ de long sur environ 1 centimètre de large. La forme en est à peu près celle que nous avons décrite pour l'*E. tinctor*, mais l'orifice d'entrée est légèrement dévié et la paroi qui le porte plus convexe. Tantôt les loges sont nues et leur architecture à stries concentriques apparaît nettement; tantôt elles sont revêtues d'un empâtement général secondaire qui en masque l'individualité. Je n'ai pas observé plus de 4 à 5 cellules par nid. La biologie apparaît à peu près semblable à celle de l'*E. tinctor*. L'approvisionnement est massif et accéléré, mais les nidifications qu'il m'a été donné d'étudier étaient trop avancées pour permettre de reconnaître la nature des chenilles choisies pour l'alimentation des larves.

Etant donné que cette guêpe nidifie en saison sèche dans les régions soudaniennes, il est bien vraisemblable qu'elle doit offrir

des réactions biologiques comparables à celles que manifeste, dans les mêmes régions, l'*Eumenes tinctor*. Le renforcement de la paroi des nids, la réduction à 4 ou 5 loges des nidifications que j'ai observées sont des phénomènes de même ordre que ceux que nous avons mentionnés pour le précédent Eumène, dans les mêmes circonstances géographiques.

Liste des proies recueillies dans les nidifications des Euménides de l'Afrique occidentale.

(D'après M. P. Chrétien.)

Synagris calida. — Dahomey.

Chenilles d'Hespérides rappelant celles d'*Angiades sylvanus* Esp. et *Thanaos tages* L., d'*Adopæa thaumas* Hfn., et *lineolao.* Chenilles d'Hespérides sp? à poils spatulés céphaliques, et de Pyralidines voisines des genres *Phlyctænodes* et *Eurycreon*. Chenilles de Sphingides.

Synagris calida. — Haute Casamance.

Chenilles d'hespérides à poils spatulés céphaliques. Chenilles de Noctuelles du genre *Thalpochares* rappelant *Th. ostrina* Hb. et *caudidana* F.

Synagris calida. — Haut Sénégal-Niger (Bamako).

Chenilles d'Hespérides et de Pyralidines.

Synagris sicheliana. — Dahomey.

Chenilles d'Hespérides et de Pyralidines, de type inconnu en Europe.

Rhynchium anceps. — Dahomey.

Chenilles de *Phycitina.*

R. aureo-maculatum. — Dahomey.

Chenilles de Pyralidines.

R. synagroïdes. — Dahomey.

Chenilles de Pyralidines de 4 espèces différentes offrant des affinités avec le g. *Glyphodes.*

R. marginellum. — Dahomey.

Chenilles de *Pyralina.*

Odynerus bellatulus. — Haut-Sénégal-Niger.

Chenilles de Tortricidine appartenant au genre *Conchylis* (?).

Odynerus tropicalis. — Dahomey.

Chenilles de *Thalpochares* et de Pyralidines.

Eumenes tinctor. — Haute-Casamance.

Chenilles de *Charaxes* du type *Ch. Jasius*, de Géométrides.

Haut-Sénégal-Niger (Bamako).

Chenilles de Noctuelles des genres *Plusia* et *Polia*, de Noctuelles affines à *Catephia alchymista*, de Géomètres du genre *Boarmia* rappelant les *B. umbraria* b. et *bastelicaria* Bell., de *Sphingides*.

Boucle du Niger, Zinder, Gao, etc.

Chenilles de *Pieris*, de Noctuelles affines à nos *Euclidia mi* Cl., *Cerocala* Hb., de *Prodenia littoralis* B., *d'Erastria* (?), d'*Hadena* (?).

DEUXIÈME PARTIE

L'INSTINCT ÉDUCATEUR ET SON ÉVOLUTION CHEZ LES VESPIDES SOLITAIRES (1)

I. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE L'INSTINCT ÉDUCATEUR CHEZ LES EUMÉNIDES.

Tendances individualistes et autres particularités essentielles.

Différents modes d'éducation des larves chez les Euménides. — L'étude, que nous venons de faire des différentes espèces d'Euménides les plus répandues en Afrique occidentale et au Congo, révèle dans cette tribu de Vespides solitaires des formes de l'instinct éducateur beaucoup plus diverses que celles jusqu'ici admises. Tandis que chez les Euménides de nos pays le seul mode d'éducation des larves connu consiste dans l'enfouissement accéléré des proies dans la cellule, avant l'éclosion de l'œuf, chez les formes tropicales l'instinct éducateur apparaît infinement plus varié. En reprenant dans leur ensemble tous les faits que nous avons réunis, tant chez les *Synagris* de l'Afrique équatoriale, que chez les Euménides diverses observées en Afrique occidentale, nous pouvons mettre en évidence *quatre*

(1) Dans tout ce travail, je me suis servi du terme d'instinct pour désigner les actes innés complexes, en me conformant aux nécessités du langage courant. Je n'accorde à ce terme aucune signification précise.

modes principaux d'éducation des larves chez ces Vespides non sociaux. Nous distinguerons :

1° *L'approvisionnement massif accéléré ;*

2° *L'approvisionnement massif ralenti ;*

3° *L'éducation surveillée directe par proies vivantes paralysées ;*

4° *L'éducation surveillée directe par proies malaxées.*

Le premier mode, le plus répandu, consiste dans l'apport banal de chenilles paralysées amassées en hâte dans la cellule qui est murée avant l'éclosion de l'œuf. Dans ce mode, la guêpe-mère ignorera tout de la destinée de son œuf.

Dans l'*approvisionnement massif ralenti*, l'apport des proies se fait d'une façon plus lente, qui permet à l'œuf d'éclore et à la larve d'acquérir des dimensions plus ou moins grandes, pouvant aller jusqu'aux deux tiers de sa taille, avant d'être enclose dans sa cellule avec des provisions. L'approvisionnement est toujours massif, en ce sens que les proies sont apportées *en nombre supérieur aux besoins du jour même*, et qu'avant de clore la cellule, la guêpe complète son approvisionnement avec un supplément assez abondant de chenilles.

C'est ce mode éducateur que l'on observe chez les *Synagris calida* et *S. sicheliana* en saison sèche, parfois aussi chez l'*Eumenes tinctor*. On peut rencontrer une dizaine de chenilles surmontant une larve déjà parvenue aux trois quarts de sa taille, la cellule restant encore ouverte et gardée par la femelle.

L'éducation surveillée directe par proies vivantes paralysées, est le mode éducateur propre de l'*Odynerus tropicalis*. Dans ce mode, les proies sont fournies à la larve au jour le jour, après l'éclosion de l'œuf, en petit nombre à la fois (de 1 à 3), pour les besoins de la journée. La larve est murée *sans provisions*, à la fin de sa croissance.

L'éducation surveillée directe par proies malaxées, caractéristique de la *Synagris cornuta*, diffère du mode précédent en ce que les proies ne sont plus offertes entières et vivantes, mais complètement malaxées et transformées en boulettes grossières qui sont déposées sur la bouche de la larve. Celle-ci est également murée sans provisions à la fin de sa croissance.

Ces différents modes éducateurs se relient entre eux de façon à former une série sub-continue. Nous discuterons plus loin com-

ment il y a lieu d'interpréter le sens de cette évolution. Disons tout de suite qu'ici deux théories sont en présence. Pour certains auteurs, en particulier pour Marchal, Bouvier, l'instinct paralysant procède de l'instinct de l'insecte tueur. Dans ces conditions, l'approvisionnement massif accéléré représente le terme supérieur de l'évolution de l'instinct nourricier chez les guêpes. Cet instinct émanerait d'une forme originelle ayant comme caractère l'apport au jour le jour de proies mortes, instinct primitif dont est dérivé très tôt le mode éducateur des guêpes sociales. Pour les raisons que nous indiquerons ultérieurement, cette manière de voir, si elle est justifiée par l'étude de certaines guêpes fouisseuses, n'est pas applicable aux Vespides. Pour nous, les faits démontrent que c'est une marche inverse qu'a suivi l'instinct dans ce groupe d'hyménoptères, et que l'évolution constatée dans les habitudes éducatrices se confond avec celle de la vie sociale chez ces insectes.

Orientation du travail éducateur vers le minimum d'efforts. — Tendances individualistes prédominantes dans l'instinct maternel des Euménides. — Quel que soit le mode éducateur dont elles fassent preuve, et la nature des soins donnés à l'œuf et à la larve en cours d'éducation, on peut reconnaître que le culte de la progéniture chez les Euménides ne résiste pas à des contrariétés même légères. Nous avons déjà donné des exemples chez l'*E. tinctor* et l'*Odynerus tropicalis*, du peu de considération que ces guêpes accordent à leur élevage lorsqu'on les dérange dans leur nidification. Ces faits sont absolument généraux. On peut les contrôler aussi bien chez les espèces nourrissant leurs larves par approvisionnement banal que chez les formes dont le mode éducateur offre des particularités plus raffinées.

Il suffit de léser les galeries d'accès ou les parois d'une cellule, d'en modifier légèrement l'approvisionnement, mais sans toucher à l'œuf ou à la larve, pour voir la guêpe rejeter au dehors tout ce qui remplit sa cellule. Chez *Synagris calida*, j'ai observé le rejet de l'œuf d'un nid dont 11 chenilles sur 13 avaient été soustraites. Chez *Rhynchium anceps*, j'ai assisté plusieurs fois au rejet de l'œuf lorsque la galerie de ponte était mise au jour. L'*Odynerus tropicalis* expulse de même non seulement son œuf, mais la larve éclose en cours de développement,

toutes les fois qu'on met à nu la galerie au fond de laquelle s'effectue l'élevage. J'ai multiplié ces expériences ; elles ont constamment donné les mêmes résultats. Lorsqu'une cellule est endommagée et nécessite une réfection immédiate qui ne demanderait que quelques heures à peine, l'élevage en cours, au lieu d'être simplement suspendu, est définitivement et immédiatement aboli. L'instinct maternel des Euménides ne supporte pas de contrariété brusque dans ses manifestations. Pour que l'élevage s'effectue normalement, il ne faut pas que les efforts qu'il nécessite dépassent une limite courante habituelle. Le travail éducateur *est orienté vers le minimum d'efforts* et les sentiments affectifs des mères vis-à-vis des jeunes, quels que soient les soins accordés, sont limités dans une large mesure par les tendances individualistes de celles-ci.

Nous allons trouver d'autres exemples de cette notion fondamentale dans l'étude du comportement des guêpes pendant les saisons défavorables. Mais les faits d'aberration que nous avons énumérés précédemment à propos de l'*Eumenes tinctor*, en saison sèche, sont un corollaire immédiat de cette notion.

Influence des saisons et de la disette sur les manifestations de l'instinct éducateur.

1° *Migrations saisonnières chez les espèces à ponte lente.* — La plupart de nos Euménides africaines, nous l'avons vu, ne maintiennent pas leurs nidifications actives dans les régions de l'Afrique occidentale soumises aux influences désertiques, pendant le plein de la saison sèche. Elles émigrent au bord des eaux ou dans les régions côtières humides.

D'une façon générale, en effet, la durée d'apparition et de nidification des Euménides dans les différentes zones de latitude de l'Afrique occidentale, y est superposable à la valeur annuelle du régime des pluies (hivernage). Dans les régions côtières, entre les 5° et 7° degrés de latitude, les nidifications paraissent se maintenir à peu près toute l'année. En remontant vers le nord, on voit la durée de la période de nidification décroître, proportionnellement au raccourcissement de la saison pluvieuse. Si la plupart des espèces nidifient couramment d'avril à novembre, soit pendant 6 à 7 mois de l'année,

vers le 9° de latitude n., du 13° au 17° parallèle, leur époque de nidification active est réduite à deux ou trois mois environ (de juillet à octobre), parallèlement à la courbe de répartition des pluies.

La raison de ces migrations saisonnières doit être cherchée avant tout dans la plus grande rareté des chenilles destinées à l'approvisionnement des élevages, conséquence elle-même de l'action défavorable exercée par la sécheresse sur la végétation. Les guêpes, ne trouvant plus que difficilement les proies qui leur servent à nourrir leurs larves, abandonnent les zones où la sécheresse est trop grande, pour celles, plus humides, où la végétation nourrit encore des chenilles en abondance. C'est ainsi qu'au bord des rivières boisées à galeries forestières, on rencontre encore des nidifications actives à une époque où tous les nids sont abandonnés dans la savane extérieure. Ainsi, dans la Haute-Casamance, à Kolda, j'ai rencontré en fin janvier la plupart de nos espèces d'Euménides, *Synagris calida* et *sicheliana*, *Eumenes tinctor*, *Rhynchium marginellum*, etc., en nidifications normales au voisinage de la rivière.

La nécessité de trouver de l'eau, indispensable à la construction des loges, n'est pas la dominante fondamentale dans cet instinct de migration. Les guêpes peuvent aller chercher de l'eau à des distances assez grandes, dans les puits des villages ou les réserves des indigènes. Ce sont les chenilles qu'il leur faut trouver en suffisance, au sein d'une végétation appropriée. Aussi les voit-on délaisser absolument en saison sèche les fleuves *nus*, comme le Niger et le Bani dans leur cours septentrional, où cependant elles ont de l'eau en abondance.

Les migrations saisonnières ne paraissent guère possibles qu'aux espèces à pontes peu nombreuses, dont les différentes périodes partielles sont séparées par des intervalles de repos assez prolongés. Telles les *Synagris calida* et *sicheliana*, les *Rhynchium*, l'*Odynerus tropicalis*, qui sont, en effet, des espèces émigrantes. Les espèces à pontes rapides et nombreuses comme l'*Eumenes tinctor* qui, lorsqu'elles sont entrées en état de maturité, sont constamment pressées par le besoin de pondre, ne paraissent pas pouvoir prendre part aussi facilement à ces migrations. En fait, nous avons vu que l'*E. tinctor* est le seul de

nos Euménides qui continue à nidifier dans les régions prédésertiques au cœur de la saison sèche. Lorsqu'elle est en état de ponte, cette guèpe *ne peut pas abandonner ses cellules d'élevage*, et cela pour des raisons physiologiques, qui sont liées à ses capacités de ponte, à la rapidité particulière avec laquelle se succèdent ses différents œufs au cours d'une période partielle, et à la brièveté de ses périodes de repos. Nous avons montré plus haut les conséquences curieuses qu'entraîne cette absence de migration en saison sèche. Nous reviendrons, plus loin, à nouveau, sur cette importante donnée.

Les migrations saisonnières des espèces à ponte lente, rendues possibles par le fonctionnement à intervalles ralentis de l'appareil reproducteur, ont pour déterminant direct la nécessité d'alléger la tâche éducatrice de la guèpe-mère, de diminuer les efforts déployés par celle-ci pour la recherche des proies. Elles sont donc un corollaire du principe fondamental de l'économie des forces, énoncé plus haut comme se retrouvant à la base de tout le système éducateur. Les guêpes émigrent non pas parce qu'elles ne rencontrent plus de chenilles, mais simplement parce qu'elles en rencontrent avec plus de difficultés.

Le fait que les espèces à pontes peu nombreuses abandonnent des régions où l'*Eumenes tinctor* trouve encore à amorcer des élevages ralentis, en est une preuve.

Nature des proies. — Nombre et localisation anatomique des piqûres paralysantes. — D'une façon très générale, les Euménides approvisionnent avec des larves de Lépidoptères. Dans les espèces que j'ai observées en Afrique occidentale, c'est ce type de proies, exclusivement, qui a été rencontré. On sait cependant que certaines espèces européennes comme l'*Odynerus spinipes*, très anciennement étudiée à ce sujet par Réaumur et Audouin, l'*O. nidulator* observée par Fabre, garnissent leurs cellules de larves de Coléoptères, Curculionides (*Phytonomus*) ou Chrysomélides (*Lina populi*). Ferton (1909) a vu dans les nids de l'*O. dubius* de petites nymphes de Coléoptères. D'après le même auteur, l'*O. parvulus* chasserait les larves aquatiques de Phryganes. Ces proies diverses correspondent toutes à un type très homogène ayant pour caractères fondamentaux des téguments mous et un

système nerveux non condensé (type chenille). Ce sont des proies se prêtant facilement à la nourriture des larves, mais fragiles.

Chez les Euménides qui servent à leurs larves la proie non malaxée (c'est-à-dire toutes les espèces actuellement connues, sauf les *Synagris* du groupe de *cornuta*), cette proie est toujours vivante quoique paralysée. La vitalité des proies est constante chez les espèces observées par Fabre. Elle peut se maintenir pour les larves de *Lina populi* recueillies par l'*O. nidulator*, de 18 jours à deux mois. Dans les espèces africaines que j'ai étudiées, les proies sont toujours trouvées en vie. Elles peuvent se conserver dans cet état facilement 5 à 6 jours, dans les régions chaudes.

Dans les espèces observées par Fabre, la vitalité se manifeste souvent par des mouvements de grande amplitude : telles les proies recueillies dans les nids de l'*E. pomiformis* qui ne sont qu'en partie paralysées et peuvent se déplacer dans la cellule. D'autres fois, la paralysie est si peu accentuée qu'elle n'entrave point la nymphose. Dans les espèces africaines que nous avons étudiées, la paralysie est beaucoup plus complète. Habituellement, les proies des *Synagris* et des *Rhynchium* sont inertes, étendues, incapables de s'enrouler ou de se mouvoir. Elles ne réagisent que par de légers mouvements du corps, au contact. Les proies rencontrées chez l'*O. tropicalis* montrent souvent leur partie postérieure animée de mouvements vifs; mais l'antérieure reste inerte. Les arpenteuses récoltées par l'*E. tinctor* sont en partie détendues, moins profondément paralysées, en général, que les proies des *Synagris* et des *Rhynchium*. C'est tout à fait exceptionnellement que j'ai vu quelques chenilles récoltées par ces différentes Euménides se transformer en chrysalides. Habituellement elles sont, quoique vivantes, hors d'état de se transformer.

Quel que soit le degré offert par la paralysie des proies, on peut dire que l'art paralyseur des Euménides occupe un rang tout à fait élevé dans la série offerte par les différents hyménoptères paralysants solitaires, puisqu'on n'observe jamais dans les nids normaux que des proies parfaitement vivantes. Aussi est-il intéressant de préciser la méthode suivie par ces Vespides pour venir à bout de la résistance de leur proie.

On sait que, pour Fabre, la manœuvre des Hyménoptères para-

lyseurs indique la recherche précise des ganglions nerveux, tout au moins du premier thoracique. « En tout point où le dard pénètre, l'anatomie enseigne la présence d'un noyau nerveux. » (*Souvenirs Entom.*, 1891). Il décrit de la façon suivante le mode paralyseur de l'Odynère nidulateur aux prises avec une larve de *Lina populi* : la guèpe retourne la larve ventre en l'air, l'enlace et la pique à trois reprises au thorax, sous le cou, dans la région de la tête. Puis l'Odynère mâchonne longuement le cou de la larve mais sans déterminer de blessure apparente.

G. et E. Peckham, Adlerz, à propos des Ammophiles, ont fait justice des conclusions posées par Fabre au sujet de la méthode de recherche absolue des ganglions nerveux. Nous reviendrons plus loin sur les observations de ces auteurs. Mais celles que j'ai pu faire sur les proies paralysées par les Euménides africaines corroborent pleinement leurs conclusions, en infirmant celles de Fabre.

S'il est difficile d'assister directement à la capture d'une proie par des Euménides, en revanche, on peut aisément retrouver la trace des piqûres sur les chenilles à teinte claire dont les espèces africaines de grande taille garnissent leurs nids. La piqûre apparaît sous l'aspect d'une tache ponctiforme noirâtre, la plupart du temps très accusée. Or, quelle que soit l'espèce, on constate que les piqûres sont portées *en nombre extrêmement variable*, et *sans localisation anatomique bien définie* (Voy. fig. 6, 7, 12, 26). Les proies sont atteintes le plus souvent à la face ventrale. La localisation la plus constante est la région du cou, immédiatement derrière la tête et ventralement. Mais, en dehors de cette place, qui n'apparaît d'ailleurs pas absolument constante, il est impossible de fixer une règle quelconque à l'emplacement des piqûres, Les traces en sont visibles sur la plupart des proies un peu partout, aussi bien à la face dorsale que ventralement ou sur les côtés des segments.

Dans les meilleures conditions, on compte de 3 à 7 piqûres par chenille. Ce sont les larves de *Phycitina* recueillies par *Rhynchium anceps* qui paraissent présenter le minimum de piqûres (fig. 12). Les chenilles des *Synagris* en portent des traces beaucoup plus nombreuses (fig. 6 et 7) : j'ai relevé jusqu'à *23 traces de piqûres* tant à la face dorsale que ventralement sur une

chenille d'Hespéride de 0 m. 03 de longueur recueillie dans un nid de *Synagris calida*. La dissection montre que les ganglions ne sont pour ainsi dire jamais atteints directement par le dard.

D'après la distribution générale apparente des coups d'aiguillon, on peut se représenter le mode d'attaque des guêpes. La proie est saisie par le cou et la guêpe en recourbant son abdomen cherche à atteindre le plus souvent la région collaire, ce qui doit paralyser l'enroulement. Mais suivant le mode de résistance de la chenille, sa tendance plus ou moins grande à l'enroulement, les coups d'aiguillon sont portés au hasard *jusqu'à ce que la proie ne se défende plus*. Les centres nerveux ne sont ni atteints ni visés directement par le dard. C'est l'instillation du venin, dans leur voisinage ou au niveau des trajets nerveux importants les unissant, qui détermine la paralysie des différentes régions du corps. Ainsi le mécanisme physiologique de l'action paralysante peut se concevoir absolument sans qu'il soit nécessaire de faire appel à des connaissances anatomiques merveilleuses de la part des Euménides.

Il est à remarquer, d'autre part, que le mode de distribution des piqûres chez les Euménides paralysantes ne diffère point essentiellement de celui dont paraissent faire usage les guêpes supérieures sociales, qui tuent sans paralyser. Fabre a fait remarquer (1894) que la *Vespa vulgaris*, lorsqu'elle capture une Eristale, fait mine de la piquer dans tous les sens, sans rechercher de place précise, témoignant ainsi d'une inadaptation complète aux habitudes paralysantes. Ce que nous avons appris de l'instinct paralysant des Euménides ne nous permet pas de penser qu'il y ait une distinction tranchée entre les deux groupes de Vespides, ceux qui *savent* et ceux qui ne *savent pas* paralyser, au point de vue du mode d'emploi précis de l'aiguillon (1).

Respect fondamental de la vitalité de la proie chez les Euménides. — S'il faut exclure le merveilleux des procédés paralyseurs en usage chez les Euménides, il n'y a pas moins lieu de leur reconnaître une supériorité manifeste dans leurs méthodes de conservation de la proie puisque celle-ci reste parfaitement

(1) Seules existeraient plutôt des différences dans les propriétés paralysantes du venin. J'ai pu constater que des chenilles piquées par des *Vespa germanica*, au laboratoire, ne présentaient parfois qu'une paralysie temporaire.

vivante. La malaxation céphalique, lorsqu'elle existe, n'est pratiquée que d'une façon très délicate qui ne détermine point de blessure apparente. L'aiguillon seul suffit le plus souvent à paralyser la proie. Les Euménides font d'ailleurs preuve, dans leurs façons diverses de se comporter vis-à-vis de leurs proies, d'une recherche et d'un soin tout particuliers, afin d'assurer la vitalité et la bonne conservation dans cet état des provisions servies à leurs larves.

A l'encontre de tant d'autres hyménoptères prédateurs, les Euménides n'acceptent pour leurs élevages que des proies vivantes, non lésées, recueillies et paralysées par elles. Quelles que soient les difficultés de la saison, il est remarquable que jamais on ne voit des Euménides d'espèces voisines ou de même espèce chercher à s'emparer des chenilles récoltées par leurs congénères. Au milieu des plus grandes difficultés de saison, je n'ai jamais observé chez ces Vespides le rapt des proies dans les nids voisins. Ce détail biologique est surtout frappant chez l'*Eumenes tinctor*, lorsque l'on voit cette guêpe modifier son instinct éducateur de façon complète dans les régions prédésertiques. Même alors que les actes normaux d'éducation des larves sont absolument pervertis chez cette espèce sous l'influence de la misère, on ne la voit jamais chercher à dérober des proies dans les nids ouverts de même espèce qui sont à sa portée.

Ce souci fondamental chez les Euménides de n'admettre que des proies qui aient été chassées par elles, est complété par une autre particularité biologique caractéristique de ces Vespides, et sur laquelle nous avons déjà eu l'occasion d'insister : toutes les fois qu'une galerie ou une cellule de ponte est lésée, soit dans son architecture, soit dans son approvisionnement, même d'une façon vénielle, on assiste à l'évacuation immédiate et totale des proies déjà amassées, souvent avec peine, alors que ces dernières n'ont subi aucun dommage apparent.

Cette particularité, nous l'avons vu s'observer chez toutes les espèces que nous avons étudiées. Elle est surtout frappante chez l'*Eumenes tinctor*. Nous en avons donné des exemples. Le plus remarquable est celui qui a trait à l'observation d'une guêpe ayant renoncé complètement aux habitudes personnelles de construction et d'approvisionnement, pour déposer ses

œufs dans les cellules d'une voisine. Or, nous avons vu que cette guêpe avait cependant conservé l'habitude d'expulser l'approvisionnement des loges artificiellement fracturées appartenant au nid de cette dernière.

Alors qu'en hivernage, un certain ménagement des œufs se manifeste en raison des facilités relatives de l'élevage, il n'y a jamais, en saison sèche, quelles que soient les exigences de la saison, ménagement parallèle des proies d'approvisionnement. Bien plus, si l'on introduit avec soin, comme je l'ai fait souvent, des chenilles paralysées prélevées avec précaution d'un nid récent d'Euménide, dans des nidifications voisines, mais appartenant à la même espèce, on voit la guêpe fondatrice, à son retour, évacuer aussitôt la totalité de ses provisions.

Ainsi, d'une part, à l'inverse des guêpes solitaires fouisseuses, les Euménides, quoique très parcimonieuses de leurs efforts maternels, ne cherchent jamais à s'épargner le soin de la récolte personnelle des proies. Elles ne font point profit de provisions recueillies au hasard de fortune. C'est là une tendance qui paraît bien générale dans le groupe et qui s'allie d'autre part entièrement avec ce que nous avons dit des égards qu'elles professent pour la provende vivante. La constance avec laquelle ces guêpes se débarrassent des chenilles qu'elles ont récoltées avec tant de peine, lorsque l'approvisionnement a subi un contact étranger, indique bien chez elles un souci fondamental, fixé dans tout le groupe, de ne donner aux jeunes que des proies intactes et dont elles sont sûres. Une chenille paralysée, mais vivante, se conserve dans cet état si elle ne subit aucun dommage, aucune lésion provoquée par un contact brutal. Il ne faut pas que l'une d'entre elles, au sein de la masse vivante enclose dans la cellule, vienne à mourir et à se corrompre, sinon c'est l'élevage tout entier qui est menacé de destruction. Le soin que mettent les Euménides à contrôler leurs provisions dans ce sens s'explique ainsi naturellement. Mais il témoigne aussi qu'une telle délicatesse, dans les soins fondamentaux donnés à l'élevage, n'est point de nature primitive, et que le sens éducateur de ces Vespides, sous quelque forme qu'il se manifeste, a pris nettement conscience de lui-même à la suite d'une expérience, acquise sans doute très anciennement, au cours des temps.

II. — MODIFICATIONS DE L'INSTINCT ÉDUCATEUR

Rôle des influences physiologiques et psychiques dans la nidification.

Les différents actes éducateurs qui assurent la reproduction de l'espèce chez les Euménides, s'ils se succèdent normalement d'une façon à peu près invariable, en général, ne sont pas sans subir maintes modifications apparentes de valeur diverse lorsqu'on les examine dans le détail. Certaines de ces modifications sont imposées par les conditions physiologiques de l'insecte aux prises avec les difficultés du climat ou de la saison; d'autres témoignent d'influences plus complexes, d'associations psychiques supérieures.

Modifications rationnelles des constructions. Indépendance mutuelle des actes de construction et d'éducation. — Chez la plupart des espèces africaines, nous avons signalé des modifications importantes dans la construction des nids, suivant les circonstances. Tantôt, c'est le renforcement du crépissage extérieur lorsque le nid est exposé aux intempéries, tantôt la disposition nouvelle affectée par les cellules lorsque le nid est organisé sur un substratum qui n'est pas habituel. Enfin, chez certaines espèces, comme le *Rhynchium anceps*, nous avons vu qu'à la construction propre d'un nid nouveau peut être substitué l'aménagement direct de nids anciens creusés par d'autres fondatrices, ce qui s'accompagne de particularités tout à fait nouvelles dans le détail de la nidification. Ces transformations des habitudes de construction supposent un discernement indiscutable de la part des guêpes. Nous en avons donné maints exemples.

Fabre a représenté les différentes manifestations de l'instinct éducateur chez les Hyménoptères solitaires comme liées entre elles d'une façon invariable, automatique et inconsciente. Ses expériences sur l'aberration de l'instinct des Sphex (1879-1894), des Pélopées et des Chalicodomes (1891), tendent à montrer que, si l'on soustrait l'approvisionnement normal d'une cellule de ces Hyménoptères, l'insecte nidifiant continue à murer sa loge, d'une façon mécanique

et aveugle, lorsque le moment est venu pour lui de l'obturer.

En retirant la proie amassée par les Sphex dans leur cellule, ou le miel et l'œuf d'une cellule de Chalicodome, il a vu l'insecte nidificateur poursuivre normalement l'occlusion de sa cellule vide. Un Pélopée à qui est retirée, à chaque nouvel apport, l'araignée qu'il dépose à son nid, continue son approvisionnement sans y rien apercevoir d'anormal et, à la 20e araignée, obture sa cellule vide pour passer automatiquement à la suivante.

Chez les Euménides d'Afrique, j'ai multiplié des expériences analogues, mais la réaction des guêpes s'est montrée tout autre. Toutes les fois, nous l'avons vu, qu'une soustraction même partielle a été faite à l'approvisionnement, les guêpes ont réagi en évacuant instantanément l'élevage en cours. Le dommage a été immédiatement apprécié et la nidification interrompue, au moins momentanément. Lorsque des lésions ont été pratiquées à des cellules ou à des galeries de ponte, *toutes* les Euménides sur lesquelles j'ai expérimenté ont réagi en expulsant leur élevage pour réparer la construction. Dans le cas du *Rhynchium anceps*, un nouveau manchon d'accès a été greffé sur l'entrée immédiate de la galerie mise à jour, de façon à protéger celle-ci du contact direct avec l'extérieur. L'approvisionnement n'a repris que lorsque les réparations nécessaires ont été faites. Ces expériences démontrent absolument que chez les Euménides les différents actes de construction et d'approvisionnement ne sont pas associés l'un à l'autre d'une façon automatique et inconsciente. Les guêpes peuvent passer sans gêne d'une série d'actes éducateurs à une autre, lorsque des circonstances imprévues les y obligent. Leurs pratiques d'élevage n'expriment nullement l'automatisme aveugle mais beaucoup plutôt la conscience.

Je n'ai observé que dans un cas, chez l'*Eumenes tinctor*, que l'occlusion artificielle d'une cellule en cours d'approvisionnement entraînât l'abandon total de cette cellule par la guêpe : mais c'était à la saison où les nidifications sont en souffrance. Nous avons vu d'ailleurs que lorsque les perturbations apportées aux élevages chez cette espèce deviennent trop prolongées sous l'influence du climat, l'instinct éducateur s'égare. Les différents actes, normalement unis, se dissocient et l'instinct

finit par sombrer dans des pratiques anormales. Chez toutes les autres espèces, lorsque les troubles expérimentaux causés à l'élevage n'ont été que temporaires, les guèpes ont réagi d'une façon intelligente en modifiant d'une certaine manière tantôt leur construction, tantôt leur approvisionnement.

L'indépendance existant entre l'instinct de construction et celui d'éducation des larves proprement dit, n'est pas mieux démontrée que par l'observation du peu de rapports qui existent entre le perfectionnement des habitudes éducatrices chez certaines guèpes et celui de leur art de construction. Il n'y a habituellement aucun lien entre l'évolution de l'instinct nourricier et celle de l'édification des nids. Des espèces, qui nidifient d'une façon très simple et primitive comme l'*O. tropicalis*, ont perfectionné leur mode d'éducation des larves tout en conservant ces habitudes nidificatrices primitives. Inversement, des formes, comme le *Rhynchium anceps*, dont le nid est organisé suivant des règles complexes, nourrissent leurs larves d'une façon hâtive, simple et peu évoluée. C'est donc indépendamment les unes des autres que se modifient et se transforment les différentes habitudes éducatrices des guèpes. Les actes divers par lesquels les femelles assurent la continuité de leur espèce ne sont pas associés entre eux d'une façon automatiquement immuable. Ils conservent chacun leur indépendance relative et une possibilité de variation qui est sous la dépendance des facultés personnelles de chaque espèce.

Respect des œufs en période d'abondance. — Nous avons dit plus haut que les guèpes sacrifiaient habituellement leur élevage en cours dès qu'une contrariété quelconque était apportée à l'accomplissement régulier de leur tâche éducatrice. Il y a cependant quelques exceptions à cette règle. En hivernage, c'est-à-dire à la saison où les proies sont abondantes, on peut voir certaines espèces ménager leur œuf et témoigner pour lui d'égards capables de surmonter les difficultés d'une reprise totale de l'approvisionnement. Les observations suivantes en témoignent.

En août (début de l'hivernage), à Bamako, j'observe un nid de *Synagris calida* qui renferme un œuf et 13 chenilles. Je soustrais 11 chenilles à l'approvisionnement sans toucher à

l'œuf. Au retour, la guêpe évacue immédiatement les deux chenilles restantes, mais respecte l'œuf. Cinq jours plus tard, l'approvisionnement a été complètement renouvelé à 17 chenilles et la cellule fermée normalement.

Nous avons exposé plus haut, à propos de l'*Eumenes tinctor*, une autre observation qui démontre de même un certain souci des œufs chez cette espèce, lequel n'existe absolument plus lorsque les difficultés de la saison apparaissent. La façon de se comporter vis-à-vis des œufs est donc susceptible de supporter des variations saisonnières; l'attachement à la progéniture se modifie, avec les circonstances qui favorisent plus ou moins les soins à lui donner. C'est une conséquence directe du principe, énoncé précédemment, de l'économie des efforts maternels : ceci indique de la part des guêpes qu'à la base même de tout élevage subsiste chez elles la conscience des efforts à produire pour le réaliser.

Accélération des nidifications en fin d'hivernage chez les espèces se préparant à l'émigration. — Nous avons dit que les migrations de saison sèche n'étaient guère possibles qu'aux espèces à pontes peu nombreuses séparées par de longs intervalles de repos, ce qui est le cas pour la majorité de nos Euménides. Il faut, en effet, pour que les migrations puissent se produire, que la guêpe-mère ne soit pas en état de ponte imminente, et qu'elle puisse jouir, pour aller à la recherche d'une nouvelle localité favorable, d'un temps de repos assez prolongé dans son activité reproductrice. Or, on constate, chez toutes les espèces émigrantes, que la fin de la saison des pluies est marquée par une recrudescence d'activité dans la nidification. Tout se passe comme si les guêpes profitaient des derniers moments de l'année où les proies sont encore abondantes pour accélérer le plus possible leurs élevages, préparant ainsi, par une évacuation rapide de leurs œufs mûrs, la décharge des glandes ovariques, d'où dépendra la période de repos favorable à l'émigration. Nous avons vu chez les *Synagris*, chez les *Rhynchium*, chez l'*Odynerus tropicalis*, du moyen Dahomey que le mois d'octobre est brusquement caractérisé par une nidification intensive. Non seulement des nids s'élaborent de tous côtés, mais chez les espèces à approvisionnement plus ou

moins tardif comme les *Synagris*, on observe alors une accélération tout à fait remarquable et inattendue du mode éducateur. Ces espèces dont l'ardeur nourricière n'est jamais bien grande sortent brusquement de leur torpeur. Les proies sont apportées en très grand nombre et si rapidement que la cellule de ponte est murée et la suivante déjà organisée, avant l'éclosion de l'œuf. Cette sorte de coup de fouet, qui accompagne la fin de l'hivernage dans les régions soudaniennes, permet aux guêpes de se libérer rapidement de leurs œufs, et présage un repos prochain dans l'activité reproductrice, qui sera utilisé pour aller à la recherche de nouvelles régions plus propices à la récolte des proies.

Tendances à la progressivité des efforts éducateurs en saison peu favorable. Approvisionnement avant la ponte et approvisionnement ralenti après la ponte. — L'approvisionnement massif suppose de la part des femelles un effort considérable, si la proie doit être amassée dans un minimum de temps avant l'éclosion de l'œuf. Aussi voit-on très souvent se produire des modifications dans la forme courante de l'approvisionnement, modifications qui ont pour effet, en donnant à la forme accélérée, massive, de l'approvisionnement un caractère plus progressif, d'alléger la tâche éducatrice. Deux cas peuvent alors se produire : ou bien les guêpes commencent à recueillir des proies et à les amasser avant d'être en état de ponte ; ou bien elles ralentissent plus ou moins leur approvisionnement en lui donnant la forme progressive, lorsqu'un intérêt quelconque ne les pousse pas à accélérer la nidification.

L'approvisionnement précurseur à la ponte, s'il n'a guère été observé avec certitude chez les Vespides solitaires, a été fréquemment décrit chez les Pompilides et les Sphégides, où il est presque la règle. Tandis que les formes primitives de guêpes fouisseuses telles que les *Monedula*, les *Stizus*, renferment des espèces qui pondent leur œuf avant tout apport de proie, comme c'est le cas chez les Euménides, la grande majorité des Fouisseurs déposent leur œuf sur la proie même. On observe souvent alors chez ces Hyménoptères une tendance très nette à la récolte et à la mise en réserve de la proie avant l'organisation du nid. Ainsi Ferton (1890) a signalé que chez

les Pompiles, l'enfouissement de proies dans des trous grossièrement creusés dans le sable pouvait avoir lieu avant même que le besoin de ponte ne se manifeste.

D'après les observations de G. et E. Peckham chez certaines espèces du même genre, comme *P. quinquenotatus*, les proies sont souvent capturées et placées en réserve sur des plantes voisines, avant l'édification du nid.

Chez les Vespides solitaires, les tendances à la récolte des proies avant la ponte ne paraissent pas avoir été mises en évidence jusqu'ici. D'une façon absolument générale, la proie n'est apportée au nid que lorsque l'œuf, au développement duquel elle doit servir, a été déposé dans la cellule.

J'ai observé cependant d'une façon très nette, chez le *Rhynchium anceps* et *l'Odynerus bellatulus* la mise en réserve des proies avant la ponte, au moment de l'organisation des nids au début de la saison pluvieuse (voir plus haut). Ces deux espèces peuvent commencer à récolter des chenilles avant d'être en état de ponte. Peut-être même cette habitude est-elle plus répandue qu'on ne pense, chez les espèces à approvisionnement massif qui nidifient dans les murailles où elles peuvent aisément abriter leurs captures. Par cette dérogation raisonnée au mode habituel d'approvisionnement qui succède à la ponte, les guêpes peuvent achever plus facilement et à moindres frais le remplissage accéléré de leurs cellules lorsque l'œuf y a été déposé.

Nous avons vu que chez les *Synagris calida* et *sicheliana*, en dehors de la période de fin d'hivernage où, pour faire face aux nécessités de l'émigration, l'approvisionnement est accéléré, les proies sont d'ordinaire apportées aux œufs d'une façon plus ou moins progressive. C'est une tendance nette vers l'éducation au jour le jour, qui varie dans son intensité avec les facilités plus ou moins grandes de recherche de la proie. Cette tendance prouve à l'évidence que les guêpes en question préfèrent approvisionner à loisir leurs cellules, en y *mettant le temps*, plutôt que de fournir l'effort brusque et soutenu que nécessite l'approvisionnement accéléré. Le ralentissement habituel de l'approvisionnement des *Synagris* n'est pas uniquement commandé par la disette, puisqu'il se manifeste même en plein

hivernage et, qu'au contraire, à la fin de celui-ci, il fait brusquement place à l'approvisionnement accéléré. Parfois chez l'*Eumenes tinctor*, on observe aussi, sous l'influence de la disette saisonnière, un ralentissement obligatoire de l'approvisionnement. Mais le plus souvent, en raison de l'activité de ponte de cette guèpe, des modifications plus radicales encore surviennent dans le mode éducateur, ainsi que nous l'avons précédemment montré.

Toutes ces modifications de l'instinct d'approvisionnement, tendant d'une façon ou d'une autre vers la forme progressive, sont toujours en rapport étroit avec le principe du moindre effort maternel et n'ont rien de commun avec un perfectionnement réel du système éducateur. Elles témoignent cependant de *l'intervention d'un psychisme supérieur à forme individualiste parmi les associations reproductrices habituelles des guêpes solitaires.*

Recherche des grosses proies en période d'abondance, par économie de travail. — Une autre mode d'allégement du travail éducateur, chez les guèpes qui approvisionnent d'une façon massive, consiste dans la recherche des grosses proies, de préférence aux petites, lorsque le choix en est possible, afin de garnir plus rapidement les cellules. A l'exception de l'*Odynerus tropicalis* qui choisit les dimensions de ses proies suivant l'âge de ses larves, jamais la grandeur de la proie n'est adaptée à celle de la larve. Mais les proies de dimensions fortes sont préférées aux plus petites lorsque la saison le permet. Habituellement, dans les nids de *Synagris* ou de *Rhynchium*, on compte une douzaine de chenilles par loges, mesurant 0 m. 03 à 0 m. 04 de longueur et d'un poids moyen individuel de 0 gr. 20. Parfois même, on ne rencontre par cellule que 7 à 8 chenilles.

A la fin de l'hivernage, au contraire, j'ai compté dans les nids de *Synagris* jusqu'à 60 chenilles, n'excédant pas individuellement 0 gr. 03 par cellule. On conçoit que l'effort nécessité par la capture d'une telle quantité de petites proies ne soit pas réalisé par les guêpes d'une façon courante. Il est imposé par la nécessité.

Chez l'*Eumenes tinctor*, dont les nidifications tendent toujours

vers la plus grande accélération possible en raison de la rapidité de la ponte, on observe, suivant les saisons, de très grandes variations dans le nombre et la grosseur des chenilles choisies. En saison sèche, sur les bords du Niger, j'ai compté en moyenne par loge une douzaine de chenilles grêles de 0 gr. 06 en poids individuel moyen. En hivernage, de préférence, ces guêpes font choix de grosses chenilles d'arpenteuses, au nombre de 2 à 3 par cellule ; parfois même, une seule chenille d'un poids de 0 gr. 30 suffit à assurer l'approvisionnement total d'une loge. On voit que, dans ces conditions, le travail éducateur a été infiniment simplifié et raccourci, à l'avantage de la guêpe-mère.

Rôle du discernement dans les fonctions éducatrices. — Toutes ces données diverses sur la variabilité de l'instinct éducateur des Euménides et son adaptation aux circonstances, laissent entrevoir le rôle indéniable joué par les facultés de discernement dans les manifestations éducatrices de ces guêpes solitaires. L' « instinct » éducateur nous apparaît ainsi comme le produit complexe d'influences physiologiques agissant sur des habitudes acquises, et d'interventions plus élevées, de nature psychique, permettant la coordination rationnelle des différents actes nécessaires à la vie de l'espèce. L'interprétation du déterminisme de ces actes n'est pas simple ; elle est aussi complexe que ces actes eux-mêmes. Mais il est important de saisir au moins la variabilité qu'ils manifestent sous les influences directes du climat et des conditions extérieures. Par là se trouve réduite dans son importance, sinon détruite, l'ancienne notion de l'immuabilité de l' « instinct », conçu au sens courant des philosophes. La variabilité des associations multiples, dont la coordination innée définit l'instinct éducateur des guêpes, étant admise, on peut ainsi entrevoir que, variables dans les individus, les habitudes éducatrices ont dû se transformer et évoluer chez les espèces au cours des temps. Nous allons montrer, en effet, comment dans l'ensemble de la tribu des Euménides, on peut relever les traces d'une évolution continue de l'instinct éducateur, qui est allé en se perfectionnant chez certains types jusqu'à l'instinct des guêpes sociales, en obéissant à certaines influences essentielles.

III. — PROGRESSION DE L'INSTINCT ÉDUCATEUR DES EUMÉNIDES VERS LE TYPE SOCIAL.

Influences individualistes qui la déterminent.

Les quatre modes essentiels d'éducation des larves, que nous avons définis plus haut chez les Euménides, expriment pour nous, dans l'ordre où ils sont énoncés, la progression suivie par l'instinct nourricier de ces Vespides solitaires, pour aboutir à celui dont font usage les guêpes sociales. En d'autres termes, partant du mode primitif de l'approvisionnement accéléré en masse par chenilles paralysées, l'instinct s'est élevé au mode d'alimentation direct de la larve par la guèpe-mère, à l'aide de proies broyées. C'est, d'autre part, l'avènement de ce mode éducateur, qui a déterminé la transformation complète des habitudes éducatrices solitaires, et assuré l'organisation en sociétés de guêpes vivant primitivement isolées.

Cette interprétation du mode d'évolution de l'instinct des Vespides est basée sur différentes constatations que nous allons énoncer.

1° Chez les guêpes à approvisionnement massif variable, tantôt accéléré, tantôt ralenti (*Synagris*), cette variation dans le mode éducateur n'implique nullement, comme on pourrait le croire, des hésitations et des incertitudes relativement à la quantité des chenilles nécessaires à l'alimentation de la larve. En effet, lorsque les circonstances l'exigent ou le permettent, les guêpes approvisionnent avec sûreté sous le type massif accéléré, sans rien connaître de l'existence de leur larve. Elles garnissent abondamment la loge de chenilles et murent l'œuf, dans des conditions qui assurent son parfait développement. Elles savent, par conséquent, *d'une façon certaine*, donner à l'œuf la quantité de chenilles nécessaire, et n'ont point besoin de contrôler la croissance de la larve. Cependant, au moins chez *S. sicheliana*, l'approvisionnement accéléré est pour ainsi dire exceptionnel. Elles n'en font usage qu'aux périodes saisonnières de transition. Pendant la majeure partie de l'année, l'approvisionnement est retardé. L'approvisionnement ralenti doit donc être considéré comme dérivant de l'approvisionnement accéléré sous des in-

fluences que nous discuterons plus loin ; c'est un mode d'approvisionnement qui convient mieux aux habitudes des guêpes qui en font usage.

2° Chez les guêpes nourrissant au jour le jour à l'aide de proies paralysées, comme l'*Odynerus tropicalis*, le respect de la vitalité des proies est aussi développé que chez les guêpes à approvisionnement massif. On pourrait penser que le mode d'éducation des larves au jour le jour suppose une imperfection primitive dans le mode de paralysie des proies impliquant l'incapacité chez la guêpe d'en assurer la conservation en masse. Or il n'en est rien. Les proies de l'*O. tropicalis* sont aussi parfaitement paralysées que celles des autres Euménides. Elles sont intactes et vivantes. D'autre part, la guêpe réagit vis-à-vis d'elles, aussi sûrement que les autres espèces paralysantes : toutes les fois que la nidification est lésée, la proie, considérée comme avariée et hors d'état de se conserver, est rejetée au dehors. Le souci de la proie vivante, que nous avons montré fondamental chez les Euménides, est donc aussi développé chez cette espèce que chez celles qui accumulent en masse les chenilles. Ce n'est donc nullement un instinct primitif qui la caractérise, mais un *instinct dérivé*. La guêpe *pourrait* approvisionner d'une façon massive sans s'occuper de son œuf ni de la larve qui en doit éclore. Elle ne le fait plus parce qu'elle a acquis des habitudes nouvelles. D'ailleurs, le fait qu'elle proportionne les dimensions de ses proies à la taille de ses larves indique bien une précision et une délicatesse plus perfectionnées de son mode éducateur.

3° La direction suivie dans son évolution par l'instinct éducateur chez les Euménides est indiquée par celle du filament suspenseur de l'œuf chez les *Synagris*.

Le rôle de ce filament qui rattache l'œuf à la paroi de la cellule a été, on le sait, beaucoup discuté. Pour Fabre, il correspond à la nécessité de protéger l'œuf contre les mouvements possibles des chenilles. Pour Ferton, à celle d'éviter à l'œuf l'humidité du sol ou des parois de terre de la cellule. L'une et l'autre de ces conceptions ont pour elles un fond de logique. Quelle que soit l'explication fournie, un fait reste certain : dans le genre *Synagris*, en même temps que l'on assiste à la transformation de l'instinct éducateur du type massif vers le type

direct, on voit le rôle du filament suspenseur se réduire.

Chez *Synagris calida* et *sicheliana*, l'œuf est tantôt fixé à la paroi par son filament, tantôt librement déposé au fond de la cellule.

Chez *S. sicheliana* c'est cette dernière disposition qui est la plus fréquente. Avant de commencer l'apport des proies, la guêpe-mère garde son œuf qui gît directement sur la terre gâchée du fond de la loge. Mais, dans certains cas, le filament reste encore fonctionnel, et notamment lorsque l'approvisionnement est organisé suivant le type accéléré, on voit l'œuf appendu aux parois de la cellule.

Chez la *Synagris cornuta*, au contraire, qui nourrit sa larve directement de proies broyées, le filament terminal ne joue plus de rôle. L'œuf est constamment déposé librement au fond de la loge ; il n'est jamais suspendu. Aussi, le filament suspenseur a-t-il subi dans cette espèce une réduction particulière. Il ne subsiste plus qu'à l'état de rudiment. La régression de cet organite, si constant chez les Euménides, qui est en rapport avec les modifications biologiques déterminées par la transformation des habitudes nourricières, décèle nettement le sens de l'évolution de ces habitudes.

Sans nous prononcer nettement sur l'utilité de ce filament suspenseur, sa réduction fonctionnelle, chez les espèces nourrissant au jour le jour sans approvisionnement, plaide plutôt en faveur de l'hypothèse de Fabre que pour celle de Ferton. Sa disparition, qui coïncide avec celle des chenilles vivantes dans la cellule, paraît bien indiquer que son rôle s'annule en même temps qu'est détruite la vitalité chez la proie.

De ces différentes constatations, nous tirerons la conclusion suivante : la progression suivie par l'instinct chez les Euménides est bien celle que nous avons indiquée, allant du type de l'approvisionnement massif par proies paralysées, au type de la nutrition directe par proies broyées. Sous quelles influences est-il permis d'entrevoir l'avènement de cette évolution ? Nous allons essayer d'en représenter les éléments essentiels, en tenant compte des données précédemment formulées sur les tendances individualistes fondamentales de l'instinct des guêpes et les influences extérieures qui réagissent sur lui.

Le ralentissement de l'approvisionnement et l'éducation au jour le jour représentent une économie d'efforts. — Il est facile de concevoir que l'éducation directe des larves, au jour le jour, constitue une amélioration indiscutable des procédés d'élevage. Les avantages et désavantages des divers modes éducateurs sont aisés à exprimer.

1° *L'approvisionnement massif.* — Ce mode d'approvisionnement suppose, de la part des guêpes, un effort maternel qui est le plus souvent en opposition avec les tendances, si générales dans ce groupe d'insectes, à l'*Économie des forces*. D'une part, les femelles sont obligées, pour garnir rapidement leurs loges, de témoigner d'une activité considérable qui n'est pas toujours en rapport avec les possibilités saisonnières d'abondance des proies. Aussi voyons-nous bien souvent l'instinct éducateur de nos Vespides se modifier pour faire face aux difficultés saisonnières et réagir contre l'exagération du labeur d'approvisionnement. Tantôt les proies choisies sont *plus grosses* et *moins nombreuses*, tantôt *leur mise en réserve commence avant la ponte*, ou bien l'apport des proies *prend une forme progressive et ralentie* qui n'exige plus de la part des femelles un effort aussi soutenu. Enfin, chez la plupart des guêpes, les difficultés dues à la saison sont vaincues par l'émigration vers des localités plus favorables.

D'un autre côté, le mode accéléré, massif, de l'approvisionnement nécessite une consommation de chenilles qui ne peut être contrôlée par la guêpe suivant les besoins de sa larve. Il doit donc y avoir tendance à l'exagération du nombre des proies utiles, puisqu'on rencontre fréquemment des chenilles à peine consommées dans les loges des nymphes. Enfin, ce mode d'approvisionnement ne permet pas le contrôle des chenilles infestées de parasites internes (tachinaires), qui ne sont plus propres à la nutrition des larves et sont une cause fréquente de destruction des élevages effectués suivant le type accéléré.

2° *L'approvisionnement au jour le jour.* — Sous ses diverses formes, qui ne sont que des degrés différents d'un même type, dont le point de départ n'est autre que l'approvisionnement ralenti, ce mode d'approvisionnement exprime beaucoup mieux que le précédent un perfectionnement réel de l'instinct éducateur. Il aboutit, d'une part, à une économie dans la recherche

des proies, de l'autre, à une surveillance assidue de la croissance larvaire. Ce perfectionnement, nous l'avons déjà indiqué, n'implique pas un plus haut degré dans le développement des sentiments maternels. Il exprime avant tout une amélioration, au profit de la guêpe-mère, de ses procédés de distribution de la proie.

En vertu du principe de l'économie des forces, ce mode éducateur doit donc tendre à se manifester chez les espèces qui ne sont pas pressées par la ponte et qui ont devant elles un intervalle de plusieurs jours entre deux pontes successives (*Synagris*). L'effort nécessité par l'apport des proies étant réparti sur plusieurs jours sera plus aisément supporté par la femelle.

L'avènement de ce mode éducateur pourra découler directement des circonstances saisonnières qui, en rendant les proies plus rares, susciteront le ralentissement de l'approvisionnement. En fait, c'est, comme nous l'avons vu, ce qui se passe.

Passage de l'éducation solitaire à l'éducation multiple, sous la pression de la ponte, chez les Euménides. — Le ralentissement de l'apport des proies, acquis chez les espèces à pontes lentes sous le déterminisme initial des conditions saisonnières, a pu exercer d'autre part, automatiquement, une influence modifiante considérable sur le rythme habituel des élevages chez les Solitaires. L'un des caractères qui différencient le plus profondément le mode éducateur des guêpes solitaires de celui des guêpes sociales est, en effet, que ces dernières procèdent simultanément à l'éducation de plusieurs larves, tandis que, chez les guêpes solitaires, les soins sont donnés à chaque œuf isolément et successivement. Or nous avons montré que le retard dans l'approvisionnement pouvait entraîner, chez différentes espèces d'Euménides, des tendances plus ou moins normales à l'éducation simultanée de plusieurs larves.

Les faits observés par nous chez l'*Eumenes tinctor*, en saison sèche, montrent à l'évidence comment une telle modification des habitudes éducatrices fondamentales des guêpes solitaires a pu être déterminée par les circonstances extérieures. L'entrave apportée par le climat à l'activité normale d'approvisionnement provoque chez cette espèce, pendant plusieurs mois de l'année, dans la région Nigérienne, la ponte de plusieurs œufs

dans une même cellule. C'est là une tendance abortive, qui n'aboutit à aucun résultat, mais qui marque bien la réaction physiologique de l'insecte.

Chez l'*Odynerus tropicalis*, nous avons vu cette tendance acquérir une réalisation définitive : cette guêpe qui, normalement, éduque ses larves au jour le jour, met à profit les loisirs que lui laisse ce mode éducateur ralenti pour nourrir simultanément plusieurs larves. Ici, par conséquent, l'hiatus existant entre les procédés éducateurs fondamentaux des Solitaires et des Sociales se trouve définitivement supprimé. Pour parvenir au mode habituel d'élevage réalisé chez les Vespides sociaux à l'origine, il suffirait de voir se transformer l'usage, encore habituel à la guêpe, des proies entières, en celui de la nutrition directe à l'aide de proies broyées, telle que la réalise pour ses éducations solitaires la *Synagris cornuta*.

Il existe sans doute des formes de Solitaires approvisionnant encore actuellement plusieurs larves à la fois de cette manière. Nous reviendrons sur ce sujet en étudiant les guêpes sociales primitives. Il est, de toutes façons, facile de concevoir que le mode éducateur de la *Synagris cornuta* par boulettes de chenilles broyées est un mode éducateur essentiellement lent, puisqu'il exige, jusqu'au bout, la présence de la guêpe-mère. Qu'une pénurie de proies se fasse quelque peu sentir, et la croissance de la larve en cours d'élevage sera retardée. Sous la pression de la ponte pourra survenir alors la tendance à l'éducation d'un nouvel œuf avant que la larve précédente n'ait achevé son développement.

Aussi, le mode éducateur de la *Synagris cornuta* exige-t-il des proies d'atteinte facile et abondantes toute l'année. C'est peut-être une des raisons pour lesquelles cette *Synagris* reste cantonnée dans les régions forestières toujours humides, et ne se rencontre jamais dans les zones soudaniennes. D'une façon générale, d'ailleurs, les Vespides solitaires approvisionnant au jour le jour n'ont guère chances de subsister que dans les régions chaudes où leur activité nourricière ne subit pas d'arrêts.

Substitution des proies malaxées aux proies vivantes. Rôle de l'intérêt individuel dans cette évolution de l'instinct. — Nous venons de voir que l'éducation multiple des guêpes sociales

se conçoit comme dérivant de l'éducation solitaire sous l'influence de la pression de ponte. De même, on peut concevoir que la transformation de l'approvisionnement paralysé habituel en approvisionnement malaxé dérive directement, comme conséquence extrême, du ralentissement du mode éducateur. La larve étant élevée et nourrie au jour le jour, la provende n'a plus besoin d'être conservée vivante, puisqu'elle sera immédiatement consommée. Mais, d'autre part, la guêpe n'approvisionnant plus, il lui faut veiller constamment à se procurer la nourriture du jour même. Cette transformation du mode éducateur, pour être conforme au principe de l'économie des forces, qui dirige l'évolution de l'instinct nourricier, ne sera réellement avantageuse que si l'intérêt alimentaire de la guêpe-mère se confond avec celui de sa larve. Or, l'apport de proies vivantes, qui, pour pouvoir être conservées, ne doivent pas subir de lésions, ne permet pas à la guêpe-mère de prélever sa nourriture sur la provende destinée à la larve.

Chez les Guêpes Fouisseuses, qui n'observent pas aussi fidèlement que les Euménides le respect de la vie chez la proie, la guêpe-mère satisfait souvent son appétit personnel aux dépens de celle-ci. C'est ainsi que le *Cerceris ornata* dévore la tête du Philanthe qu'il a aiguillonné, que l'*Ammophila affinis* fait sourdre par malaxage, pour les ingérer, les liquides internes du corps des chenilles qu'elle capture (Marchal, 1887-92). Mais, le plus souvent, les guêpes chassent et aiguillonnent, pour se nourrir, une proie qui est ensuite abandonnée. Ainsi font, d'après Ferton, le *Bembex oculata*, le *Priocnemis pusillus* (Ferton, 1897) et certains *Sphex*, comme le *Sphex subfuscatus* (Ferton, 1902) qui aiguillonnent fréquemment des proies dans leur intérêt personnel pour se nourrir des liquides perlant au niveau des piqûres, ou malaxer certaines régions du corps. Ces proies sont ensuite délaissées.

Chez les Euménides, Fabre (1891) a vu l'Odynère nidulateur se saisir d'une larve de *Lina populi* et lui mâchonner la région postérieure de façon à en extraire les matières contenues dans le rectum pour les absorber. Cette larve, ainsi traitée, ne pouvait plus être utilisée pour l'approvisionnement de l'Odynère.

Les Euménides doivent donc chasser spécialement pour se

nourrir elles-mêmes, lorsqu'elles destinent à leurs larves des proies vivantes qui ne supportent pas de lésions.

Mais cette nécessité n'existe plus lorsque l'approvisionnement en masse est supprimé. L'intérêt individuel va donc porter la guêpe à se nourrir elle-même d'une partie de la proie fournie à la larve. En confondant son appétit personnel avec celui de la larve, l'ardeur à la récolte va s'augmenter chez la mère en même temps que seront diminués les efforts, par la mise en commun de la provende. Pour cette raison, les proies ne seront plus servies paralysées, mais mortes, après avoir subi un malaxage plus ou moins total. Ainsi voyons-nous se transformer solidairement toutes les habitudes primitives fondamentales des guêpes solitaires paralysantes.

La genèse des tendances sociales, comme aboutissement logique de l'évolution éducatrice des Euménides. — L'instinct éducateur ayant franchi, dans les limites précisées par l'intérêt individuel des guêpes femelles, toutes les étapes que nous avons relatées, nous nous trouvons donc en présence d'une forme de guêpe solitaire nourrissant directement ses jeunes, au nombre de une ou deux à la fois, à l'aide de proies broyées qu'elle dépose directement, après en avoir profité pour elle-même, sur la bouche de sa larve. Les liquides internes ayant en partie disparu au cours de ce malaxage, la proie n'est plus, comme au début, une proie molle et juteuse nourrissant facilement la larve. On constate en effet que la pâtée de chenilles fournie par la *Synagris cornuta* est une pâtée grossière dont les éléments liquides ont en partie disparu. Il n'est pas exagéré de penser que ce genre de nourriture puisse entraîner chez les larves ainsi alimentées une exagération de la sécrétion salivaire destinée à compenser l'absence des liquides internes chez la proie et à en faciliter l'ingestion. Il existe, en effet, chez les guêpes sociales, en même temps qu'une transformation considérable de la région buccale (fig. 33), une hyperproduction remarquable de la sécrétion salivaire, sur laquelle nous reviendrons plus loin. Cette sécrétion vient sourdre en une volumineuse goutte sur la bouche des larves. Or nous montrerons plus loin que les guêpes adultes se montrent extrêmement friandes de la sécrétion des larves, et que dès leur éclosion elles s'attachent à la provoquer pour s'en alimenter.

L'instinct nourricier ayant évolué de la façon que nous avons dite chez les Euménides, les guêpes vont donc prendre contact avec la sécrétion buccale de leur larve, la connaître et chercher à la provoquer. De là va provenir naturellement la tendance à la multiplication des élevages simultanés, à la fois dans le but de satisfaire la pression de la ponte, et dans celui de profiter en plus grande abondance de la sécrétion des larves.

D'autre part, l'un des effets de la transformation de l'approvisionnement accéléré en éducation directe de la larve au jour le jour est, comme l'a compris Verhoeff (ex Emery, 1894), de ralentir l'éducation générale à un point tel que les premiers adultes peuvent éclore sur le nid lorsque leur mère nourrit encore. Le fait est déjà fréquent, comme nous l'avons vu, chez les formes africaines à approvisionnement plus ou moins ralenti comme les *Synagris* (fig. 3 p. 5), mais ces individus nouvellement éclos n'ont point intérêt à se maintenir sur la nidification en cours, puisqu'ils n'y reçoivent aucun aliment. Il n'en sera plus de même chez les formes dans lesquelles les larves reçoivent leur nourriture à la becquée, et sont pourvues d'une sécrétion salivaire abondante. Les jeunes adultes qui éclosent à plusieurs à peu près en même temps, sur un nid encore occupé par la femelle, vont se trouver en contact avec la nourricière et ses larves. Trouvant sur place l'aliment et une sécrétion dont ils sont friands, ils resteront attachés au nid. Alors pourront se produire des associations premières entre individus nés d'un même nid, telles que nous les observons chez les guêpes sociales primitives que nous étudierons plus loin.

Ainsi nous apparaît, comme aboutissement logique des transformations de l'instinct paralyseur et du mode d'apport de la proie chez les Euménides, la genèse de la vie sociale chez les guêpes.

IV. — L'ÉVOLUTION COMPARÉE DE L'INSTINCT ÉDUCATEUR DANS LES DIFFÉRENTS GROUPES DE GUÊPES SOLITAIRES.

Si l'instinct éducateur a suivi chez les Euménides la progression que nous avons indiquée, pour aboutir à l'avènement de

la vie sociale, on peut se demander pourquoi, dans les autres groupes de guêpes solitaires, les Sphégides et les Pompilides notamment, des habitudes nidificatrices et éducatrices à peu près similaires n'ont pas également abouti, au moins chez certains types, à un semblable développement des habitudes sociales.

Chez les Hyménoptères Fouisseurs, les principales modalités éducatrices que nous avons mises en évidence chez les Euménides ont été depuis longtemps observées. Il est intéressant de les comparer, dans leurs caractères essentiels, avec celles que nous avons définies chez les Vespides solitaires, puisqu'elles ont les premières servi de point de départ aux idées émises par les auteurs sur l'évolution de l'instinct maternel chez les guèpes.

Dépôt de l'œuf avant l'approvisionnement chez certains types de Guêpes Fouisseuses. — La très grande majorité des Guèpes Fouisseuses déposent leur œuf sur la proie apportée au nid, soit au début, soit dans le cours ou à la fin de l'approvisionnement. Nous avons vu qu'il n'en est jamais ainsi chez les Euménides : d'une façon générale, tous les Vespides déposent d'abord leur œuf dans la cellule avant tout approvisionnement.

Chez les Fouisseuses du groupe des Sphégides on a cependant observé quelques exemples de dépôt de l'œuf précédant l'apport des proies. C'est ainsi que chez une espèce de Monédule sud-américaine, la *Monedula punctata*, Hudson (1892) a constaté que l'œuf était pondu avant tout approvisionnement et que celui-ci même n'était commencé qu'après l'éclosion de la larve. Chez d'autres espèces de Monédules, comme la *M. surinamensis*, d'après Brèthes (1901) l'œuf est, comme à l'ordinaire, fixé à la proie.

Ferton (1910) a constaté chez un autre Bembécien, le *Stizus tridens*, une particularité éducatrice tout à fait analogue à celle offerte par *Monedula punctata* : l'œuf est pondu le premier dans la cellule, et la femelle attend l'éclosion de sa larve pour commencer l'apport des proies. Le même observateur (1911) signale des faits entièrement comparables, chez un Bembex, le *B. mediterraneus*. L'œuf est déposé sur le fond de la cellule, non pas d'une façon quelconque, dans ces deux espèces, mais il est supporté verticalement, suivant un art particulier, à l'aide de petits cailloux.

La constatation de ces faits a conduit Ferton à l'hypothèse d'un rapprochement phylogénique entre les Vespides et les Fouisseurs du groupe des Sphégides, hypothèse formulée également, d'après des considérations analogues, par d'autres auteurs et sur laquelle nous reviendrons plus loin. Cette conception est basée principalement sur la tendance non justifiée à considérer le dépôt de l'œuf avant l'approvisionnement comme un caractère primitif. Il nous paraît au contraire qu'il s'agit là d'un caractère acquis témoignant d'une habitude éducatrice déjà anciennement fixée. La forme originelle du dépôt de l'œuf chez les Hyménoptères ravisseurs est, beaucoup plutôt, celle qu'on observe chez les Pompilides et la majorité des Sphégides. L'insecte, pressé de pondre, fixe son œuf sur la proie qu'il vient de saisir, et c'est sous la pression de la ponte qu'il part en chasse. Le fait de déposer son œuf avant tout apport de proie dans la cellule et de lui fournir ensuite l'aliment nécessaire est certainement une dérivée secondaire de l'instinct de ponte primitif. Le soin d'ailleurs avec lequel l'œuf est déposé sur le sol, chez les Bembéciens observés par Ferton, est loin de témoigner en faveur d'un mode primitif de ponte, de même que chez les Euménides la suspension de l'œuf par un filament.

Approvisionnement retardé. — Chez une espèce d'Ammophile, l'*A. urnaria*, G. et E. Peckham (1898) ont observé un retard accidentel dans l'approvisionnement, permettant l'éclosion de la larve, suivant un phénomène tout à fait comparable à celui que nous avons signalé chez nos Euménides africaines. Habituellement cette Ammophile approvisionne avec deux chenilles. La première est apportée au nid, puis l'œuf est pondu et le nid obturé pendant que la guêpe retourne en chasse. L'apport de la deuxième chenille suit d'ordinaire très près celui de la première, de sorte que l'œuf n'est pas encore éclos lorsque la guêpe ouvre à nouveau son nid. Mais, dans un cas, les auteurs ont pu observer que la capture de la deuxième chenille ayant été retardée par les circonstances, l'éclosion de l'œuf s'était déjà produite lorsque la guêpe était venue compléter son approvisionnement.

Approvisionnement au jour le jour chez les Sphégides. — Les observations relatives à l'approvisionnement continu sont nom-

breuses chez les Sphégides. Nous nous bornerons à citer les plus caractéristiques.

D'après les recherches de Fabre, de Wesenberg-Lund, de G. et E. Peckham, de Bouvier, de Ferton, etc., les différentes espèces de *Bembex* nourrissent leurs larves en leur apportant, au fur et à mesure de la croissance, des proies en nombre variable, tantôt mortes, tantôt paralysées. L'apport des proies se produit pendant à peu près toute la durée de la phase d'alimentation, qui dure environ deux semaines. Ces habitudes paraissent se retrouver chez certaines espèces de *Mellinus* étudiées par Kohl d'après Handlirsch (1895) et par Westwood (1840).

Les *Monedula*, formes très voisines des Bembex, nourrissent leurs larves d'une façon typique au jour le jour. La *Monedula punctata* observée par Hudson dépose d'abord son œuf dans la cellule, ainsi qu'il a été dit plus haut, puis elle attend l'éclosion et fournit ensuite à sa larve, une par une, des proies mortes et très variées. La *Monedula surinamensis* fait à peu près de même, mais elle commence à approvisionner avant de pondre et manifeste une électivité beaucoup plus grande dans le choix de ses victimes.

Le *Stizus tridens* observé par Ferton, chasseur d'Hémiptères, nourrit sa larve au jour le jour, après avoir attendu comme la *Monedula punctata*, l'éclosion de l'œuf. G. et E. Peckham ont observé que la *Lyroda subita* fournit à sa larve en croissance des proies (criquets) mortes ou qui ne vont pas tarder à mourir et les lui apporte en petit nombre au fur et à mesure des besoins.

Chez certaines Ammophiles, *A. campestris*, *A. heydeni*, Adlerz et Ferton ont également noté l'apport des proies au cours de la croissance larvaire. Des faits analogues sont également mentionnés dans la littérature pour certaines espèces de *Cerceris*, de *Sphex*, de *Crabro*, de *Pelopœus*.

Comment faut-il interpréter, au point de vue de l'évolution de l'instinct éducateur des guêpes, les modalités si diverses observées chez les Sphégides? Deux manières de voir sont ici en présence. Ou bien on peut considérer, comme nous l'avons fait pour les Euménides, que les différentes manifestations de l'approvisionnement au jour le jour chez les Fouisseuses, repré-

sentent un perfectionnement de l'instinct maternel évoluant du type primitif de l'approvisionnement massif, vers l'éducation surveillée de la larve telle qu'on l'observe chez les Sociales. Il y aurait alors évolution homologue parallèle de l'instinct éducateur, chez les Fouisseuses (Sphégides) et chez les Vespides.

A première vue, lorsqu'on met en rapport les tendances sociales observées chez les *Bembex*, par exemple, avec leur mode éducateur au jour le jour si patient, qui permet à la guêpe-mère d'assister presque jusqu'au bout à la croissance de sa larve, il semble bien qu'on assiste directement, dans ce groupe d'Hyménoptères, à une évolution marquée de l'instinct éducateur solitaire primitif vers le type supérieur que réalisent les guêpes sociales.

Mais une autre conception peut également être invoquée. Wesenberg-Lund (1891), Bouvier (1900), Ferton (1911) tendent à considérer les Guêpes Sociales et les Hyménoptères Fouisseurs comme constituant deux rameaux divergents ayant leur origine commune dans le groupe des *Stizus*, des *Bembex*, des *Monedula*, qui nourrissent leur larve au jour le jour. Pour Bouvier, l'origine primitive de toutes les guêpes, paralysantes et sociales, devrait être cherchée chez une forme apparentée biologiquement à la *Monedula punctata* qui nourrit sa larve de proies diverses, choisies au hasard, et tuées, qu'elle sert au jour le jour. De cette forme primitive d'éducation larvaire seraient dérivées, d'une part, l'habitude de nourrir les larves au jour le jour de proies tuées et malaxées, caractéristique des Sociales, d'autre part, celle de paralyser les proies sans les tuer qui a permis l'avènement de l'instinct d'approvisionnement massif caractéristique des Solitaires paralysantes. L'instinct éducateur des guêpes aurait donc divergé très tôt dans deux directions différentes à partir d'une souche commune représentée par un type éducateur d'insecte tueur voisin de celui des Monédules, et donnant naissance d'un côté aux habitudes éducatrices à la becquée des Sociales, de l'autre à l'apport accéléré des proies en masse, résultant de l'acquisition et du perfectionnement progressifs des habitudes paralysantes.

Cette manière de voir, basée sur des interprétations biologiques, ne concorde pas d'autre part avec les données morpho-

logiques qui ont permis à Handlirsch de distinguer parmi les Hyménoptères Mellifères et Prédateurs deux groupes fondamentaux : celui des *Vespiformia* qui réunit les Vespides et les Pompilides, celui des *Sphegiformia* qui comprend les Apides et les Sphégides.

Ferton, se basant sur les particularités du dépôt de l'œuf avant la proie observées chez certaines espèces de *Stizus*, de *Bembex*, de *Monedula*, et chez tous les Vespides, tant solitaires que sociaux, estime d'autre part que le rameau des *Sphegiformia* est issu d'un ancêtre voisin des guêpes sociales, des *Monedula* et des *Stizus*.

Sans nous hasarder à discuter ici la question si extraordinairement complexe des affinités morphologiques et de l'origine phylétique des différents groupes d'Hyménoptères solitaires et sociaux, nous nous bornerons à examiner, au point de vue biologique, ce qu'il faut penser des deux principales conceptions en présence, relativement au sens dans lequel doit être interprétée l'évolution éducatrice chez les Guêpes Fouisseuses, et quelles sont ses relations avec celle des Euménides. Il est nécessaire, afin de pouvoir comparer entre eux ces deux groupes d'Hyménoptères solitaires au point de vue de l'évolution des instincts, de connaître dans leurs traits généraux les caractéristiques de l'instinct éducateur d'après ses manifestations essentielles chez l'un et chez l'autre.

Grandes variations dans les aptitudes paralysantes chez les Sphégides. — Tandis que, chez les Euménides, les proies sont toujours paralysées d'une façon à peu près parfaite et conservées toujours en vie, il est loin d'en être de même chez les Sphégides. Dans ce groupe de Guêpes Fouisseuses, on peut observer à cet égard les plus grandes incertitudes encore, dans les habitudes paralysantes, suivant les genres et les espèces.

Nous avons vu que chez la *Monedula punctata* les proies sont servies mortes et non paralysées, caractère évidemment primitif, comme l'a nettement mis en évidence Bouvier. Il en est de même pour les *Mellinus* observés par Verhœff (*M. arvensis*) (1892). Dans le groupe des *Bembex*, de grandes variations ont été notées par les auteurs relativement au mode de conservation de la proie. Suivant les espèces, les proies sont servies tan-

tôt tuées, tantôt paralysées d'une façon plus ou moins complète. La mort de la proie a été observée également chez les *Pemphredon*, les *Diodontus* chasseurs de pucerons, chez *Stigmus americanus*, chez certains *Crabro* par les auteurs américains G. et E. Peckham. Marchal (1887), dans sa monographie du *Cerceris ornata*, a montré que l'insecte, guidé par son intérêt personnel, substituait à la paralysie de la proie, la mort immédiate par broyage céphalique. Les observateurs américains G. et E. Peckham ont également reconnu que la plupart des Hyménoptères recueillis dans les nids des *Cerceris* étaient morts. A peine *un* sur vingt-cinq ou trente conservait-il des traces de vitalité. Morts également les Chironomides recueillis dans les nids des *Rhopalum*. Les mêmes auteurs, sur un total de 493 araignées des nids de Pélopées, ont compté 316 proies mortes et seulement 177 vivantes.

Chez *Lyroda subita*, G. et E. Peckham ont observé un nid contenant un approvisionnement de trois criquets, dont deux étaient morts et le troisième ne présentait plus que quelques légers mouvements, tandis que la larve était encore très jeune. De leurs observations portant sur 45 espèces de Guêpes Ravisseuses Solitaires variées, les auteurs américains ont pu conclure qu'un tiers environ tuait leur proie directement sans la paralyser. Chez les autres, la survie des proies obtenues par la piqûre paralysante variait de un jour à six semaines.

Chez certaines espèces, l'effet de la piqûre sur la proie est tout à fait passager; il ne dure guère que pour permettre l'apport au nid et la ponte ; la proie se ranime ensuite plus ou moins complètement. De tels exemples des effets passagers du venin paralysant ont été observés notamment par Ferton chez les Pompilides.

Mais il en existe également chez les Sphégides. Les chasseurs d'Orthoptères du genre *Dolichurus*, d'après des observations d'Adlerz et de Brauns, ne causent à leur proie qu'une paralysie de courte durée qui lui permet parfois de se ranimer et de s'enfuir avant d'être enfouie dans la cellule.

C'est chez les Ammophiles, chasseurs de chenilles comme les Euménides, que s'observe la perfection la plus grande dans les aptitudes paralysantes. C'est également chez ces Fouisseuses

que la comparaison peut avec le plus de fruit s'établir avec l'instinct homologue des Euménides.

Or, même chez les Ammophiles, qui se rapprochent le plus des Euménides par le choix de leurs proies et la précision de leurs aptitudes paralysantes, on peut encore observer bien des imperfections dans ces aptitudes elles-mêmes. G. et E. Peckham, chez l'*A. urnaria* qui approvisionne ses cellules avec deux chenilles, ont vu que, bien souvent, la deuxième chenille est déjà morte et décolorée avant que la première n'ait été entièrement dévorée par la larve. Aussi bien, de très grandes variations s'observent-elles dans la durée de résistance à l'état vivant des chenilles paralysées par cette Ammophile : les unes ne survivent pas plus de trois jours, tandis que d'autres donnent encore signe de vie au bout de deux semaines. D'importantes différences ont également été notées par ces auteurs quant au degré d'immobilisation des chenilles utilisées : les unes sont capables de mouvements violents, les autres restent inertes. Toutes ces variations sont d'ailleurs sous la dépendance des différents procédés qu'emploie l'Ammophile pour venir à bout de la résistance de sa proie.

Les auteurs américains ont d'ailleurs fait justice des observations de Fabre relatives à la fameuse *méthode des Ammophiles*. Sur trois captures effectuées au même moment et dans les mêmes conditions, portant sur des chenilles de mêmes dimensions et de même espèce, G. et E. Peckham ont noté trois modes différents d'intervention de la guêpe. Dans le premier cas, sept piqûres ont été portées aux deux extrémités du corps, la partie moyenne étant respectée ; il n'y a pas eu malaxation de la nuque. Dans le second, sept piqûres ont atteint les segments antérieurs et moyens, suivies d'une malaxation légère. Enfin, dans le troisième cas, une seule piqûre a été utilisée, mais la malaxation a été longue et sévère.

On voit par cet exemple que l'intervention de l'Ammophile n'est pas différente dans sa précision anatomique de celle que nous avons constatée chez les Euménides, et que les résultats sont moins parfaits au point de vue de la conservation de la proie.

Adlerz a fait sur l'*A. campestris* des observations concor-

dantes, montrant que l'aiguillon n'était pas dirigé, dans la plupart des cas, sur les ganglions nerveux directement. Comme pour nos Euménides, les coups sont portés au hasard ; c'est le venin instillé dans le corps qui agit sur les éléments nerveux. Déjà Marchal, en 1892, sur l'*A. affinis*, avait fait des observations analogues.

Il faut retenir de tous ces faits que dans le groupe des Fouisseuses, en général, les procédés d'immobilisation des proies à l'état vivant sont, dans leur ensemble, inférieurs comme délicatesse ou comme efficacité à ceux dont font preuve les Vespides solitaires paralysants de la tribu des Euménides.

Moindres égards pour la proie vivante chez les Fouisseuses que chez les Euménides. — Les guêpes paralysantes Fouisseuses, dont l'instinct d'immobilisation des proies à l'état vivant est moins perfectionné que celui des Euménides, font d'ailleurs preuve d'un souci beaucoup moindre que ces derniers de l'intégrité des proies qu'elles servent à leurs larves.

Tandis que les Euménides rejettent les proies qu'elles n'ont point chassé elles-mêmes et ne cherchent jamais à les dérober dans les nids voisins, même en temps de disette, il est loin d'en être ainsi chez les Fouisseuses, chez lesquelles on peut observer fréquemment des tendances au rapt ou à l'utilisation de proies qui leur sont accidentellement offertes.

Ferton (1890) a vu des Pompiles accepter des araignées vieilles de huit jours prélevées par lui dans des nids voisins. Les Pompiles, les *Bembex* qui nidifient en colonies luttent souvent entre eux pour se dérober leurs proies. D'après Adlerz, certains individus d'Oxybelus ne vont pas eux-mêmes en chasse, mais dérobent leurs proies à leurs congénères.

Chez les espèces qui nidifient dans le sol, la proie est traînée au nid d'une façon primitive et grossière. Beaucoup de guêpes fouisseuses ont pour habitude d'abandonner momentanément leur proie à l'entrée de leur terrier pour préparer la galerie avant de l'y introduire ; elles n'hésitent pas alors à en accepter une autre de même espèce substituée par artifice à la première. C'est ainsi que Fabre a vu des Sphex se saisir, au lieu de leur propre proie, de criquets immobilisés par lui d'une façon artificielle et les enfouir dans leur cellule.

D'une façon générale, lorsqu'on dérobe sa proie à un Fouisseur, il la reprend immédiatement lorsqu'on la met de nouveau à sa disposition. J'ai vu en Afrique des *Bembex* en captivité dans de longs tubes de verre s'emparer des mouches qu'on leur offrait, les immobiliser et les emporter, puis les abandonner pendant un certain temps et les ressaisir. Jamais les Euménides ne font de même.

Les Guêpes Fouisseuses se comportent donc vis-à-vis de la proie d'une manière incontestablement plus rustique que les Euménides qui repoussent systématiquement toute proie qui a subi un contact étranger. Enfin beaucoup d'espèces de Guêpes Fouisseuses font subir à leur proie morte ou paralysée des lésions mécaniques plus ou moins graves. Fabre et Wesenberg chez les *Bembex*, Nielsen chez les Crabronides, Marchal chez *Solenius vagus* et les *Cerceris*, ont relevé des traces apparentes de lésions produites par les mandibules de la guêpe nourricière sur le thorax et la tête des proies servies aux larves.

Les Ammophiles, d'après Marchal, G. et E. Peckham, malaxent le cou des chenilles avec leurs mandibules afin de détruire mécaniquement les ganglions. *Sphex occitanica*, *Cerceris ornata*, *Diodontus americanus*, etc., font de même à leurs différentes victimes. Certains Sphex séparent les cuisses des sauterelles qu'ils enfouissent dans leurs nids (Ferton, 1909). Beaucoup de Pompilides amputent également les araignées dont ils approvisionnent leurs cellules. Nous avons vu, au contraire, que chez les Euménides les proies ne portent habituellement pas de lésions apparentes en dehors des piqûres.

Tous ces faits concordent pour établir que dans l'ensemble, malgré ses manifestations si diverses, l'instinct éducateur des Guêpes Fouisseuses témoigne, vis-à-vis des soins donnés à la proie pour lui permettre de conserver une vitalité parfaite, d'une délicatesse inférieure à celle dont font preuve les Vespides solitaires paralysants. Les Guêpes Fouisseuses se placent ainsi incontestablement à un niveau moins élevé que les Euménides, dans l'art d'approvisionner les larves.

Orientation générale de l'évolution de l'instinct éducateur chez les Guêpes Fouisseuses (*Sphégides et Pompilides*). — *Progression des aptitudes paralysantes.* — Ces différentes constatations nous

amènent à concevoir que : chez les *Hyménoptères fouisseurs*, l'instinct éducateur, moins évolué que chez les Euménides, se manifeste comme ayant progressé dans le sens général du perfectionnement des habitudes paralysantes, en partant du procédé primitif des insectes *tueurs*. A l'origine, les proies ont été servies mortes, ou mourantes, immobilisées à l'aiguillon dans des conditions qui ne permettaient pas l'approvisionnement massif. Puis, à la suite d'un choix plus judicieux des victimes, et d'un perfectionnement dans les égards apportés à la proie, celle-ci a pu être conservée plus longtemps vivante. Alors a pu s'établir l'approvisionnement massif typique, qui a permis l'enfouissement rapide des provisions et l'accélération des soins éducateurs.

Comme l'a compris Bouvier, l'apport progressif de proies mortes de nature variée, tel qu'on l'observe, par exemple, chez la *Monedula punctata*, représente sans doute le mode le plus primitif actuellement connu de l'instinct éducateur, chez les Hyménoptères Fouisseurs. Ultérieurement, les proies ont été choisies d'un type plus uniforme. Les différents modes d'approvisionnement continu et d'éducation au jour le jour observés chez les Sphégides (*Monedula*, *Bembex*, *Lyroda*, etc.) paraissent dériver directement de cette habitude primitive d'approvisionner progressivement des proies mortes. Ils représentent pourtant un perfectionnement sur place de l'instinct primitif, en rapport avec la nécessité de la bonne conservation des proies. Il est probable qu'au début, à chaque proie tuée et apportée au nid, correspondait un œuf, et que toutes les proies ainsi amassées au cours d'une période de ponte étaient réunies avec leurs œufs dans une même cellule. Plus tard, la ponte a dû être réduite à un œuf isolé, pour des raisons physiologiques, mais les proies ont continué à être apportées progressivement de façon à remplir la cellule dont les dimensions ont dû servir de limite à cet apport.

Le mode d'approvisionnement au jour le jour dont font usage les Monédules n'exprime pas un type absolument primitif parce que le dépôt de l'œuf y a lieu avant l'apport de la proie et que la guêpe attend son éclosion avant de commencer l'approvisionnement. Chez les *Bembex* et les formes voisines, les *Lyroda*, les *Stizus*, les *Mellinus* à approvisionnement pro-

gressif, le mode éducateur est très voisin de celui des Monédules : l'irrégularité dans les procédés paralyseurs, la proie étant tantôt morte, tantôt vivante, n'indique pas un perfectionnement appréciable du procédé primitif. Cependant la conservation de la proie à l'état vivant se manifeste déjà comme possible chez certaines espèces. En restant confiné dans sa forme progressive qui s'explique d'ailleurs par le très grand nombre de proies nécessaires aux larves (1), et l'incertitude de leur conservation, ce procédé éducateur s'est perfectionné sur place suivant les espèces, soit dans le mode de dépôt de l'œuf, soit dans un choix de proies proportionnées à la grosseur des larves. Le dépôt de l'œuf avant l'approvisionnement, qui s'observe chez les *Monedula* et certains Bembéciens, est une conséquence physiologique secondaire de la forme progressive et ralentie de l'approvisionnement. La lenteur de ce procédé éducateur entraîne en effet la pression de ponte et porte l'insecte à évacuer son œuf le plus rapidement possible lorsqu'il entame un nouvel élevage. C'est par un phénomène de convergence que les *Monedula*, les *Bembex*, les *Stizus*, se trouvent de ce côté offrir des analogies avec les Vespides.

Le perfectionnement des habitudes paralysantes qui a dû dériver principalement d'un choix meilleur des espèces destinées aux larves, par utilisation de types à système nerveux moins condensé, résistant mieux à l'instillation du venin, a permis l'avènement de l'approvisionnement accéléré massif. Ce mode éducateur n'a certainement pas été acquis d'une façon immédiate. Il a dû s'établir par tâtonnements impliquant une adaptation progressivement meilleure du venin à la tolérance nerveuse de la proie, et sous la pression physiologique de la ponte. Les insectes approvisionnant d'une façon accélérée, encore peu sûre, ont dû revenir plusieurs fois à leur cellule, après l'avoir garnie, comme le faisaient primitivement, pendant toute la durée ralentie de l'éducation larvaire, les espèces

(1) D'après les recherches de Fabre, de G. et E. Peckham, etc., les larves de *Bembex* en pleine activité de croissance consomment en vingt-quatre heures un nombre de mouches élevé (huit à dix). Il faudrait donc à la guêpe, pour approvisionner ses loges d'une façon accélérée avant l'éclosion, une activité de récolte vraiment excessive, puisqu'une seule larve peut consommer plus de 80 mouches au cours de sa croissance.

apportant des proies au jour le jour ou à des intervalles plus ou moins espacés, à leur cellule.

Les intéressantes observations d'Adlerz (1899) sur l'*Ammophila campestris* décèlent bien la voie de ce perfectionnement. Pendant toute la durée de la croissance de sa larve, cette guêpe fait à son nid des retours réguliers, souvent sans apporter de nourriture, contrôlant ainsi l'état de conservation des chenilles servies à la larve. Elle rejette au dehors les chenilles mortes ou en mauvais état, ridées ou desséchées, et les remplace par des chenilles fraîches. Ce contrôle de l'approvisionnement est bien l'expression d'une transition, en tenant compte des incertitudes du début, de l'instinct éducateur ralenti vers le type accéléré, massif, qui ne nécessite plus de contrôle.

En raison de ses imperfections fondamentales, l'instinct éducateur des Guêpes Fouisseuses peut donc bien être conçu, avec Bouvier, comme s'étant élevé d'un type quelconque d'approvisionnement par proies mortes, tuées à l'aiguillon, au mode d'approvisionnement accéléré massif par proies vivantes paralysées ; mais il n'a pas dépassé ce stade. Cette évolution, qui gravite tout entière autour de l'aiguillon, s'est effectuée sans aucun doute en suivant des étapes intermédiaires d'approvisionnement progressif, permettant le contrôle de la durée de conservation de la proie. Elle est fonction avant tout du perfectionnement des aptitudes paralysantes, qui par un emploi meilleur du venin, ont pris le pas sur les procédés tueurs, parce qu'ils permettent la conservation de plus en plus fraîche de la proie.

Régression des habitudes d'approvisionnement au profit de la nutrition directe chez les Euménides. — Retour de l'instinct paralyseur à l'instinct tueur. — L'évolution suivie par les habitudes éducatrices, dans le groupe des Euménides, nous apparaît, au contraire, d'après ce que nous en avons dit, comme ayant suivi une marche inverse. Il faut en chercher la raison dans son point de départ plus évolué qui a permis un retour, par économie d'efforts, à la nutrition directe. Chez les espèces d'Euménides, les plus nombreuses, qui approvisionnent d'une façon massive, l'instinct éducateur se montre immédiatement supérieur, dans son essence, à celui dont font preuve la généralité des Guêpes Fouisseuses. En même temps que s'est perfectionné l'instinct

de construction et d'organisation des nids, qui ne sont plus en général creusés directement dans le sol, comme chez les Fouisseuses, le choix des espèces servant à l'approvisionnement s'est fixé d'une façon beaucoup plus rigoureuse dans tout le groupe, à un type uniforme de proies molles à système nerveux non condensé (chenilles ou larves similaires) ; les procédés de conservation à l'état vivant ont acquis une perfection définitive.

Les Euménides savent *toutes* paralyser avec sûreté ; elles connaissent d'une manière infaillible les nécessités absolues d'une conservation à l'état vivant des proies. Si, pour des raisons quelconques, les larves amassées leur paraissent avoir été lésées par une action étrangère, elles les rejettent. Toute proie malsaine est considérée comme nuisible. Aussi ne cherchent-elles jamais à se procurer des proies par des moyens de fortune.

Comment l'instinct éducateur par approvisionnement massif de proies paralysées a-t-il acquis dans le groupe un perfectionnement aussi marqué ? Les origines de cette évolution à partir du stade tueur primitif, se perdent avec celles du groupe lui-même et se retrouveraient peut-être dans la tribu des Masarides. Nous en sommes ici réduits à des hypothèses. On peut tout au plus concevoir le mécanisme par lequel a pu se fixer l'habitude d'approvisionner chaque œuf d'un nombre de proies déterminé, comme nous l'avons dit plus haut pour les Guêpes Fouisseuses. Il est, selon nous, vraisemblable qu'au début les différents œufs correspondant à une période partielle de ponte étaient déposés dans la même cellule, au hasard, à chacun d'entre eux correspondant autant que possible l'apport d'une proie. La pression de la ponte, si elle suscitait chez la guêpe le désir de chasse, ne lui permettait pas toujours de satisfaire ce désir. Ainsi voyons-nous, par une régression de l'instinct sous l'influence des conditions de misère, l'*Eumenes tinctor* pressé de pondre multiplier ses œufs dans la même cellule. De même, d'après les observations de Ferton (1911), *Sphex maxillosus* et certaine *Ammophila*, gênés par le temps, déposer deux œufs dans la même loge.

Le remplissage complet, par apport progressif de proies, de la cavité du nid marquait pour la femelle la fin d'une série de pontes partielles. Des nombreux œufs émis au cours de cette

ponte, très peu pouvaient acquérir leur développement. Seuls sans doute le plus ancien et l'un des plus récents ; les autres étaient dévorés ultérieurement par la larve la première éclose.

Sous l'influence sans doute de l'épuisement physiologique des ovaires par excès de travail et d'un ralentissement dans l'activité reproductrice, les pontes étant devenues moins nombreuses et, par suite, moins pressantes et plus espacées, l'habitude s'est conservée pour la guêpe de continuer l'apport des proies jusqu'au remplissage intégral de la cellule, cet apport continuant dans l'intervalle de deux pontes successives. De la sorte, la limite du remplissage de la cellule a fini par marquer celle de l'apport nourricier nécessaire à l'approvisionnement d'un œuf unique. C'est par ce mécanisme qu'a dû s'acquérir, selon toute vraisemblance, chez toutes les Guêpes Solitaires, aussi bien chez les Fouisseuses que chez les Vespides, l'habitude, fixée d'une façon à peu près invariable, de régler l'approvisionnement nécessaire à chaque œuf isolé. Au début, la cellule de ponte correspondait à l'ensemble des œufs émis au cours d'une période partielle ; ultérieurement, elle a été consacrée à chacun des œufs émis, en nombre beaucoup plus réduit dans cette période, le résultat au point de vue pratique restant le même.

Les causes de cette évolution sont d'ordre physiologique. Le fait que chez certaines Solitaires comme l'*Eumenes tinctor*, lorsque la pression de la ponte est supérieure aux possibilités d'approvisionnement et de construction pour une ponte individuelle, la guêpe fait retour pendant une partie de l'année aux habitudes de pontes multiples dans la même loge, rend pour nous la chose indiscutable.

Si l'on est réduit à des hypothèses en ce qui concerne l'acquisition ancestrale des habitudes paralysantes et de l'approvisionnement massif chez les Euménides, on peut en revanche reconnaître, au moins chez les formes africaines, les preuves manifestes d'une évolution de l'instinct d'approvisionnement primitif dans le sens de l'alimentation directe surveillée de la larve. Cette évolution peut se comprendre rationnellement comme la conséquence d'un perfectionnement, à forme individualiste, des procédés ancestraux de reproduction de l'espèce.

Progression de l'instinct maternel par la voie individualiste chez

les Vespides. — On peut se représenter de la façon suivante la progression de l'instinct maternel chez les Euménides, sous la direction essentielle des tendances individualistes, c'est-à-dire physiologiques, que nous avons dit être à la base de tout le système éducateur de ces insectes.

Primitivement, chez l'insecte tueur, l'apport de la proie se confond avec la double nécessité physiologique de la ponte et de la satisfaction de l'appétit individuel. La guêpe capture une proie, en prélève une partie pour elle-même et y dépose son œuf. A chaque besoin de ponte est associée l'idée directe d'une capture.

La satisfaction physiologique qui résulte de l'émission d'un œuf est confondue ou associée très étroitement avec le bien-être individuel qui résulte de la satisfaction de l'appétit aux dépens de la capture, et le désir de cette capture elle-même.

Lorsque les pontes deviennent moins pressantes, les émissions des œufs successifs étant séparées par des intervalles plus prolongés, l'attrait de la chasse tend à se conserver, indépendamment du besoin immédiat de pondre, jusqu'à la ponte suivante. La vue de la proie suffit à rappeler les satisfactions physiologiques qui lui sont associées au moment de la ponte. Lors donc qu'une guêpe a connu ces satisfactions, elle a tendance, après la libération d'un œuf, à continuer de recueillir des proies et à les amasser, au même point, pendant la période de repos qui précède l'évacuation de l'œuf suivant. L'apport du premier gibier coïncide avec le besoin de pondre ; c'est sur lui que l'œuf est déposé ; puis l'activité de chasse se continue pendant la période intermédiaire, et l'approvisionnement de la cellule est complété. La période d'activité d'approvisionnement, source de satisfactions alimentaires prédominantes pour la guêpe, tend à devenir ainsi indépendante de la ponte, source d'une catégorie différente de satisfactions physiologiques, et qui reste encore cependant associée étroitement avec la précédente, puisque c'est celle-ci qui la suscite. Ce stade est celui auquel se sont maintenues la grande majorité des Guêpes Fouisseuses.

Un pas considérable est franchi par les Vespides solitaires à approvisionnement massif. La satisfaction du besoin de ponte est devenue chez eux nettement indépendante de l'apport des proies. L'œuf est isolé d'abord. L'approvisionnement ne se pro-

duira que pendant la période de repos qui succède à son émission. Il y a donc connaissance étroite des relations nécessaires existant entre le produit et la provende.

Le dépôt de l'œuf dans la cellule marque, pour la guêpe, d'abord la sensation immédiate d'un soulagement dans la tension ovarique, puis l'avènement d'une période d'activité heureuse au cours de laquelle se satisfont amplement les besoins alimentaires de la guêpe aux dépens des captures. A la vue de l'œuf, sera donc associé chez l'insecte le souvenir des satisfactions alimentaires variées liées à la capture des proies.

Lorsque, donnant satisfaction aux nécessités physiologiques du ralentissement de son activité dans l'apport des proies, la guêpe voit éclore sa larve, c'est à celle-ci que vont s'étendre les associations agréables qui résultent de la capture de la provende. Les proies que la larve dépèce ramènent chez la guêpe le désir de satisfaire elle-même à leurs dépens son appétit individuel. Elle pourra, au nid même, s'associer au repas de la larve et tendre à faire des provisions communes. La substitution de la proie broyée à la proie vivante permettra mieux la communion des deux appétits. A la notion de l'œuf, source de satisfactions physiologiques plus ou moins lointaines et nuancées d'efforts, se substituera par suite celle de la larve, source plus immédiate d'éléments agréables parce qu'associée plus directement et sans grande peine au repas. L'éclosion de l'œuf sera attendue avant de commencer l'apport alimentaire d'où résulteront des avantages communs pour la larve et pour la guêpe.

Ainsi, au fur et à mesure que se préciseront mieux par voie d'associations, chez la mère, les rapports existant entre l'œuf et la provende, puis entre la larve et la provende, cette dernière représentant toujours une source de satisfactions individuelles, des relations à avantages réciproques de plus en plus directes s'établiront entre la guêpe et son produit. On verra ainsi se développer du même coup les procédés éducateurs plus parfaits, en même temps que plus simples, qui nous acheminent directement à la vie sociale chez les guêpes. Nous verrons plus loin, en effet, comment, chez les formes sociales, l'intérêt individuel s'est concentré d'une façon plus immédiate encore sur les larves elles-mêmes, à tel point qu'il nous apparaît de toute évi-

dence que celles-ci ne sont cultivées avec tant d'amour que dans l'intérêt de celles-là.

C'est donc, en définitive, des Euménides paralysantes que nous considérons comme issues les Guêpes Sociales, qui tuent leurs proies en les malaxant, sans les paralyser. L'évolution intégrale des instincts nourriciers dans le groupe des Guêpes se présente à nous comme ayant suivi deux directions fondamentales inverses l'une de l'autre. Dans une première phase, ancestrale, l'instinct a progressé de l'art primitif de tuer les proies par l'aiguillon, à celui de les paralyser pour les conserver vivantes. Les Guêpes Fouisseuses, Sphégides et Pompilides, ne paraissent pas avoir dépassé ce stade.

Dans une deuxième phase, qui nous est manifestée par l'histoire des Euménides, l'instinct paralyseur, devenu parfait, a de nouveau cédé la place à l'instinct tueur, mais à la suite d'un perfectionnement différent du procédé éducateur, qui a rendu désormais inutile l'emploi de l'aiguillon. Ce n'est plus l'œuf qui est éduqué, mais la larve, et son alimentation, devenue directe, ne nécessite plus la conservation de la proie vivante. Les mandibules sont substituées à l'aiguillon pour réduire la proie.

Les Guêpes Sociales, avant de broyer et de distribuer directement leur proie à la becquée, ont dû passer par la phase paralysante solitaire et se servir primitivement de l'aiguillon pour immobiliser leurs victimes (1).

L'évolution des Masarides. — L'évolution des Masarides, Vespides solitaires qui nourrissent leurs larves non plus avec des proies vivantes, mais avec des pâtées végétales de miel et de pollen, ne paraît pas avoir suivi une marche parallèle à celle des Euménides. Au moins n'ont-elles vraisemblablement pas connu la période du développement de l'art paralyseur.

Cette tribu de Vespides, encore peu connue, s'est probablement détachée très anciennement du rameau des Euménides avant l'acquisition des procédés paralyseurs. On sait que, si

(1) L'expérience montre d'ailleurs que le venin de ces guêpes, quoique inutilisé pour la réduction des proies, est doué de propriétés paralysantes comparables à celles dont font preuve les Euménides. Des chenilles piquées en divers points du corps par des *Polistes* et des *Vespa*, m'ont offert des paralysies totales typiques, avec conservation des pulsations cardiaques pendant au moins deux jours.

certains d'entre eux, comme les *Celonites*, approvisionnent leurs cellules d'une façon massive, d'après les observations de Ferton (1910), d'autres, comme les *Ceramius*, observés au Cap par Giraud (1871) et plus récemment par Brauns (1910), éduquent leur larve au jour le jour sans amasser de provisions à l'avance. Des recherches nouvelles sur la biologie de ce groupe de Vespides permettront sans doute d'y reconnaître les différentes étapes d'habitudes nourricières tendant à l'acquisition de l'approvisionnement accéléré massif. Seulement ces guêpes ont borné leur alimentation et celle de leurs larves à une provende de nature végétale; pour des raisons sans doute physiologiques et liées à la nature du venin, leur aiguillon n'a peut-être point pris part à l'évolution des habitudes éducatrices. D'autre part, comme chez les Euménides et certains Bembéciens, leur instinct éducateur s'est perfectionné sur place, par le dépôt de l'œuf en premier dans les cellules.

Bien que certaines Guêpes Sociales, comme les *Nectarinia* sud-américaines, nourrissent leurs larves avec une pâtée d'origine probablement végétale, rien ne permet de concevoir que ces guêpes aient pu directement tenir leur mode éducateur de celui des Masarides. Leur spécialisation alimentaire s'est vraisemblablement faite par abandon du régime prédateur exclusif après l'acquisition de la vie sociale, comme conséquence directe du principe individualiste de la mise en commun de l'aliment chez les mères et leur produit. On sait d'ailleurs que certaines Guêpes Sociales supérieures, comme les Polistes, d'après les observations déjà anciennes de Lepeletier, accumulent des réserves de miel, sans avoir renoncé pour cela au régime prédateur habituel. Elles montrent ainsi une tendance à adapter leurs larves à une alimentation sucrée, sans pour cela qu'on puisse leur rapporter des affinités particulières avec les Masarides.

TROISIÈME PARTIE

LES GUÊPES SOCIALES POLYGYNES DE L'AFRIQUE TROPICALE

La biologie des Guêpes Sociales appartenant aux régions chaudes n'est guère connue que pour certaines formes de l'Amérique du Sud.

Les observations de H. et R. von Ihering au Brésil (1896, 1903), celles de Duke (1905-1906-1912) au Para et en Colombie, ont fourni à cet égard une contribution importante aux connaissances actuelles sur les sociétés de guêpes, et permis d'élargir notablement les conceptions basées sur l'examen exclusif des guêpes d'Europe.

Tandis que les Vespides sociaux d'Europe forment, d'après les notions courantes, des colonies *monogames* constituées au printemps par une seule femelle féconde et qui sont détruites à l'approche de l'hiver, au même titre que celles des Bourdons des régions froides, les Vespides sociaux de l'Amérique tropicale se comportent d'une façon très différente. L'absence d'un hiver rigoureux permet le maintien permanent pendant toute l'année des nidifications. Les colonies sont le plus souvent *polygames*, c'est-à-dire qu'on y peut observer plusieurs femelles fécondes sur un même nid et les colonies se forment par essaimage comme chez les abeilles. Dans l'Amérique méridionale, les Vespides sociaux ont pu être ainsi distingués par von Ihering en deux groupes :

1° Les *Monogames*, qui forment des sociétés annuelles ou d'été, constituées au début par une femelle unique, comme chez les Vespides sociaux d'Europe. A ce groupe appartiennent les genres *Polistes*, *Mischocytharus*, *Pseudopolybia*, etc. ;

2° Les *Polygames*, qui forment des sociétés pérennes, ou de durée indéterminée, indépendantes de l'état de l'année et constituées par essaimage (*Polybia*, *Apoica*, *Chartergus*, *Nectarinia*, etc.).

Il est à remarquer que les mêmes distinctions biologiques s'observent chez les Bourdons sud-américains ; il apparaît donc que les facteurs climatériques agissent de manière à permettre la pérennité des colonies et la polygamie dans les régions chaudes.

Les groupements polygames des Hyménoptères sociaux apparaissent à R. von Ihering comme primitifs et reliés assez étroitement aux associations polygames observées chez certains Hyménoptères solitaires. Cet auteur a fait observer d'autre part avec juste raison, que les états monogames des Vespides et des Bourdons sont nettement différents de ceux que présentent les

abeilles, qui sont pérennes et stables et ne se dissocient pas annuellement à l'approche de l'hiver.

Au surplus, la limite entre la polygamie (ou mieux polygynie) (1) et la monogamie (monogynie) des sociétés de Vespides est assez délicate à établir. On sait que, même chez les Guêpes Sociales d'Europe, la distinction entre la reine et les femelles inféconds au point de vue de la possibilité de ponte n'est pas absolue. Leuckart (1858), Stone (1860), von Siebold (1871), Marchal (1896), Janet (1903) ont reconnu que dans certaines conditions les ouvrières des nids de *Vespa* et de *Polistes* pouvaient produire des œufs parthénogénétiques.

Les belles recherches de Marchal (1896-97) ont permis de comprendre que ce phénomène était dû aux conditions physiologiques spéciales dans lesquelles étaient placées les ouvrières, par suite de l'absence de la reine. Les ouvrières des nids de guêpes sociales, dans nos régions, deviennent fécondes lorsque, la reine ayant disparu, elles ne sont plus astreintes d'une façon aussi étroite à la besogne nourricière qui provoque leur castration.

D'autre part, l'*association* qui caractérise les Guêpes Sociales polygynes de l'Amérique tropicale, n'est pas non plus un trait biologique absolument inconnu aux guêpes supérieures de nos régions. Marchal (1896), Ferton (1900), Janet (1903) ont reconnu chez les Polistes des associations possibles entre femelles fondatrices d'un nid. Janet (1903), dans ses élevages de *Vespa crabro*, a vu une femelle étrangère provenant d'un autre nid s'installer sur celui d'une voisine sans être inquiétée par les ouvrières nouvellement écloses. On ne peut donc pas dire qu'il y ait chez les Guêpes Sociales d'Europe une distinction aussi rigoureuse entre les castes femelles, que chez les abeilles. Les sociétés de Vespides supérieurs doivent être plutôt conçues comme des associations de femelles dont le plus grand nombre ont perdu, sous des influences physiologiques et par division du travail, plus ou moins complètement la faculté de pondre. Chez les formes les plus évoluées d'Europe (Vespa), ces associations n'ont guère lieu qu'entre femelles issues d'un même nid monogyne ; chez les moins évoluées (Polistes), comme chez les guêpes

(1) A l'exemple de Reuter, nous emploierons ici de préférence les termes de *monogynie* ou *polygynie*, qui sont plus corrects que ceux de V. Ihering.

tropicales polygynes américaines, des associations peuvent se produire même entre femelles issues de nids différents.

Les guêpes d'Europe et d'Amérique sur lesquelles ont porté les études biologiques sont des formes cependant très évoluées, dans lesquelles la division du travail entre femelles est poussée si loin que des cellules spéciales sont prévues pour le développement des sexuées ou des asexuées.

L'observation des formes sociales de l'Afrique tropicale fournit à cet égard des renseignements beaucoup plus suggestifs sur les débuts de la vie sociale chez les Vespides. Les données que nous avons recueillies, notamment sur les *Icaria* et les *Belonogaster*, montrent que ces Vespides, et particulièrement les derniers, occupent un niveau encore très peu élevé dans la hiérarchie des Guêpes Sociales.

L'étude biologique des Guêpes Sociales africaines n'a pour ainsi dire jamais été entreprise. Les observations que nous allons relater sur quelques-unes d'entre elles, en particulier sur les *Belonogaster*, combleront ainsi une lacune regrettable dans l'histoire des instincts sociaux des guêpes. Nous verrons en effet que ces guêpes très primitives nous font assister pour ainsi dire à la différenciation de la vie sociale chez les Vespides, établissant ainsi la transition nécessaire vers les types les plus évolués de Guêpes Solitaires que nous avons étudiés dans la première partie de ce travail.

A. — Biologie des Belonogaster.

Les *Belonogaster* sont des Guêpes Sociales nidifiant à l'air libre, dont les nids globuleux suspendus par un pédoncule sur les murs des habitations sont bien connus en Afrique tropicale (fig. 27 et 28). Créé par de Saussure, en 1853, le genre *Belonogaster* est particulier au continent africain tropical jusqu'au Cap.

La systématique du genre a été bien mise au point dans des travaux divers, et en particulier dans une monographie récente de R. du Buysson (1909). Cet auteur a également réuni dans cette étude les principales données biologiques que l'on possède actuellement sur ces Vespides. La vie sociale des *Belonogaster* y est représentée « comme des plus primitives, la colonie étant tou-

jours fort restreinte... Ordinairement, on trouve une femelle pondeuse, la fondatrice, et quelques ouvrières, une dizaine au plus ».

Künckel d'Herculais fournit dans le traité de Brehm, d'après le missionnaire Gueinzius qui a observé au Cap le *Belonogaster rufipennis*, quelques renseignements curieux sur ces insectes. Il est intéressant de les reproduire ici, parce qu'ils portent sur deux des particularités biologiques les plus importantes à connaître de ces Vespides, bien qu'une interprétation exacte n'en ait pas été donnée par l'auteur. Ayant introduit dans le nid d'une femelle isolée, avant l'éclosion de ses jeunes, une jeune guêpe de même espèce qui provenait d'un autre nid, il voulut voir comment la mère se comporterait avec elle. « A peine cette guêpe, encore sans progéniture, eût-elle aperçu la nouvelle venue, qu'elle manifesta la plus grande joie. Elle l'entoura de ses pattes de devant comme pour l'embrasser et la pourlécha avec empressement de toutes parts, comme ferait une brebis de ses agneaux, afin de la débarrasser des grains de poussière qui la couvraient. On lui présenta ainsi plusieurs enfants adoptifs : tous furent accueillis avec autant de joie, adoptés avec autant d'amour, et la mère fit leur toilette de la même manière. Bien que très faibles encore et incertaines de leurs mouvements, les jeunes guêpes cherchèrent à se rendre utiles, et tâchèrent d'engager les larves à faire leur apparition, en mordillant et en secouant les cellules qui les renfermaient. Elles leur offraient alors comme nourriture quelques gouttes d'une liqueur claire qui sortait de leur bouche. Lorsqu'elles ne découvraient aucune larve et ne trouvaient ainsi aucun emploi de ces gouttelettes, elles s'en débarrassaient avec leurs pattes antérieures et les rejetaient par-dessus le bord du nid. On pouvait voir apparaître ces gouttelettes chez toutes ces jeunes guêpes très peu de temps après leur éclosion (1). »

Nous verrons ce qu'il convient de penser de ces observations et la valeur qu'il y a lieu de leur attribuer. Mais on peut déjà remarquer qu'elles mettent en évidence une aptitude remarquable chez les femelles des *Belonogaster* à admettre dans leurs nids des associées étrangères. Quant à l'origine et à la nature

(1) Brehm, *Les merveilles de la nature. Les insectes.* Édition française, par J. Künckel d'Herculais. Paris, Baillière, 1882.

de ces gouttelettes, à l'emploi qu'en font les femelles, nous en discuterons plus loin d'une façon plus étendue.

Irritabilité des Belonogaster. — Défense des nids. — Les *Belonogaster*, quoique, comme nous le verrons, ayant conservé des caractères très primitifs, se distinguent tout de suite des Guêpes Solitaires par leur plus grande irritabilité. Les nids étant librement disposés en plein air sont gardés par les femelles qui s'y tiennent. Au moindre mouvement dans l'entourage du nid, on les voit se mettre en garde les ailes hautes, prêtes à s'élancer sur l'adversaire. L'aiguillon qui ne sert plus à la capture des proies est utilisé uniquement pour la défense. Cependant, moins vives dans leurs allures que les guêpes de plus petite taille, les Icaria et les Polistes, les *Belonogaster* sont en général moins redoutés des indigènes.

On peut étudier assez facilement les guêpiers et les suivre de très près dans leurs manifestations biologiques diverses, en s'approchant d'eux d'une façon progressive et en se gardant de tout mouvement brusque. Les guêpes, qui rejettent impitoyablement tout assaillant brusque, finissent par accepter ceux qui les approchent d'une façon patiente et mesurée. Nous verrons plus loin que c'est ce procédé de l'approche lente qu'utilisent d'ailleurs les femelles étrangères à un nid lorsqu'elles cherchent à s'y associer. C'est également le procédé qu'emploient les tachinaires parasites du genre *Roubaudia* pour atteindre les nids sans donner l'éveil aux guêpes. C'est aussi celui qui nous a permis de faire les photographies de nids en activité que nous donnons plus loin.

Nidification. — Sa forme. — Le nid des *Belonogaster* est une construction aérienne en carton végétal, supportée par un pédoncule épaissi adhérent au substratum (fig. 27). Les alvéoles sont irréguliers, juxtaposés et divergents, suivant une disposition unique chez les Vespides et qui donne aux guêpiers une forme largement convexe vers l'extérieur. Les bords externes sont soutenus par un épaississement en forme de corde qui se relie au pétiole. Les alvéoles ne sont hexagonaux qu'à leur base. Dans leur partie distale, surtout lorsque le cocon est formé, chaque cellule devient cylindrique. Les dimensions de ces cellules sont notablement plus grandes que celles des nym-

phes qu'elles abritent après leur occlusion. L'accroissement du guêpier se fait par une seule extrémité d'une façon très régulière, de sorte que les cellules les plus jeunes occupent la partie antérieure du nid, et les plus anciennes la partie la plus rapprochée du pédoncule.

Nous n'insisterons pas autrement sur la forme très spéciale de la nidification des *Belonogaster*, qui est bien connue d'après les travaux de de Saussure et ceux de du Buysson. Les figures 27, 28, 29, 30, auxquelles nous renvoyons, donnent une idée de la forme générale du nid des *Belonogaster* à ses différents âges. Les guêpiers formés par des femelles solitaires ne comptent au début qu'un petit nombre de loges, de 6 à 10 au maximum. Ce nombre s'augmente dans les guêpiers d'associées.

Les cellules sont toutes semblables. Leur nombre n'est jamais très élevé. Chez le *Belonogaster junceus* F. qui compte parmi les espèces formant les associations les plus populeuses, on ne trouve guère plus de 200 ou 300 loges au maximum. Des nids d'un tel développement sont d'ailleurs rares. Le plus souvent, le chiffre de 50 à 60 loges n'est pas dépassé.

La construction est faite, comme chez les Vespides sociaux de nos régions, en carton végétal. Ses éléments sont empruntés à des matériaux cellulosiques variés. Dans les habitations européennes, il n'est pas rare de voir les *Belonogaster* emprunter les éléments de leur cartonnage aux tissus de coton servant de draperies, de rideaux ou de tentures.

Les nids sont fixés dans les endroits abrités. Certaines espèces, comme les *Belonogaster junceus*, recherchent d'une façon particulière les habitations humaines pour y développer leurs nidifications. D'autres ne se rencontrent que dans la nature, sur les troncs d'arbres ou à la face inférieure des feuilles, mais toujours abritées contre le soleil ou l'humidité.

Les *Belonogaster* ne font jamais de réserves de miel ni d'aucune autre substance alimentaire dans leurs nidifications. Ce caractère, joint à l'absence de cellules différenciées pour les mâles ou les reines, indique déjà le caractère primitif des associations de ces Vespides. Nous en allons trouver bien d'autres exemples.

Époques de nidification. — La nidification des *Belonogaster* a

lieu toute l'année. Même dans les régions de l'Afrique occidentale qui sont soumises à deux saisons très différenciées, comme au Soudan, on peut constater, dans les localités favorables le maintien de la nidification même en saison sèche. Toutefois, pendant cette saison où les proies sont rares et l'alimentation difficile, on assiste à une régression et à un ralentissement remarquables de l'activité des colonies.

Le *Belonogaster junceus*, qui est l'espèce la plus commune et la plus largement répandue en latitude dans les diverses régions de l'Afrique occidentale, est celle aussi qui se prête le mieux à l'étude des influences saisonnières. Ce *Belonogaster* suit à peu près la dispersion géographique de l'*Eumenes tinctor*, l'espèce la plus dispersée des guêpes solitaires que nous avons étudiées. On le voit nidifier jusqu'aux confins des régions sahariennes. Si, dans ces régions prédésertiques, il paraît émigrer pendant la majeure partie de la saison sèche pour ne revenir qu'en hivernage, en revanche, dans les contrées plus méridionales, du 9° au 14° parallèle (climat soudanien de H. Hubert), on le rencontre en permanence toute l'année. Au Dahomey moyen, l'activité des nidifications du *Belonogaster junceus* suit une marche strictement parallèle à celle de l'*Eumenes tinctor*, espèce non émigrante. Pendant toute la durée de l'hivernage, les nidifications sont florissantes et populeuses. En août-septembre, l'activité cependant se ralentit un peu, pour reprendre d'une façon très nette en octobre, à la période de transition de fin d'hivernage. En décembre-janvier, c'est-à-dire au cœur de la saison sèche, les nidifications sont extrêmement réduites et beaucoup moins abondantes. Elles conservent cet état jusque vers les mois de mars et d'avril, où, avec la réapparition des pluies, l'activité nidificatrice reprend son allure prospère : les nidifications redeviennent nombreuses de tous côtés et populeuses.

Ainsi, bien que les guêpiers du *Belonogaster junceus* puissent être rencontrés en activité permanente toute l'année dans les régions où les influences soudaniennes se font sentir, la nature de la saison exerce une action marquée sur l'état de prospérité des colonies. Cette action n'est pas aussi marquée que pour les Vespides sociaux d'Europe qui sont soumis à l'influence radi-

cale d'un hiver rigoureux, mais elle n'en établit pas moins un cycle dans la marche annuelle de la nidification.

Si l'activité nidificatrice des *Belonogaster* dans les régions favorables s'observe toute l'année, leurs guêpiers ne constituent d'ailleurs pas des sociétés pérennes. Des causes diverses interviennent qui font qu'au bout de quelques mois d'activité, le guêpier se réduit et finalement se disperse; la nidification est alors abandonnée. Nous verrons plus loin quelles influences multiples régissent la progression et le déclin cycliques des colonies.

Fondation des nids. Association. Essaimage. — Habituellement c'est une femelle isolée qui pose les premières bases d'une nidification. Mais, très souvent aussi, on peut voir se produire entre deux ou plusieurs femelles une *association* pour la fondation d'un nid nouveau. L'association peut avoir lieu entre femelles étrangères, à une époque tardive : une femelle provenant d'un nid inconnu peut venir s'associer à une fondatrice en cours de travail nidificateur. Ainsi, j'ai fait au Dahomey, pour le *Belonogaster junceus*, l'observation suivante :

Une femelle isolée entreprend la construction d'un nid. Elle travaille seule pendant environ trois semaines. Le 5 avril, une deuxième femelle venue du dehors est vue dans le voisinage du nid en construction, explorant le mur au voisinage du pédoncule de fixation, mais sans oser aborder directement le nid, qui ne renferme encore que des alvéoles vides d'œufs. Le 6 avril, la deuxième guêpe est vue se tenant tout à côté du nid occupé par sa fondatrice, qui est marquée à l'aile pour rendre la distinction plus facile. Pendant une huitaine de jours, on voit la nouvelle associée faire au nid des apparitions irrégulières, sans prendre part à la nidification. Mais la guêpe fondatrice ayant été capturée le 14 avril et tuée, on voit l'associée reprendre le nid pour elle-même et l'organiser.

Bien qu'il n'y ait point eu dans cette association collaboration réelle à la nidification de la part de la deuxième guêpe, ce qui s'explique par le fait qu'aucun œuf n'existait encore dans les cellules, on ne peut douter qu'il n'y ait eu là un début d'association, puisque jamais la fondatrice n'a cherché à repousser la guêpe étrangère.

Mais le plus souvent les associations s'établissent *par essaimage*. Plusieurs femelles *émanant d'un même nid* se groupent pour l'édification d'un nid nouveau. On trouve ainsi, dans le voisinage des nids trop populeux, de jeunes nidifications n'ayant point encore donné naissance à des adultes et qui comptent un nombre variable de fondatrices associées (jusqu'à six ou sept).

J'ai pu suivre le processus de l'essaimage sur des nids artificiellement transportés au laboratoire (Observations 1 et 2 p. 135). Un nid est capturé au Dahomey le 12 avril et dépouillé de tous les adultes qu'il renferme. Le 21, de nombreuses éclosions ont ramené une population abondante sur le nid. Dès le 23, on voit *quatre* femelles se grouper autour du pédoncule d'un nid en formation, à 1 mètre environ du premier. Ces guêpes reviennent de temps à autre sur leur ancien nid dont elles détruisent les larves et auquel elles empruntent les matériaux de construction nécessaires à leur nidification nouvelle. Les jours suivants, l'essaimage se poursuit. Les guèpes émigrantes reviennent de temps à autre au nid primitif pour y prendre des matériaux et détruire les larves. Il y a lutte entre elles et les dernières occupantes du nid. Finalement le nid primitif est mis totalement au pillage ; tous ses adultes l'abandonnent, et, le 5 mai, on compte six nidifications nouvelles organisées dans son voisinage et formées par des associations de femelles, en nombre variant de de *deux* à *sept* individus. En moins d'un mois il y a donc eu dispersion par groupes (essaims) des jeunes guèpes nouvellement écloses et constitution de six nouveaux nids par associations directes et essaimage. *Deux ou trois seulement ont été organisés solitairement.*

Polygynie. Absence probable de femelles infécondes dans les nidifications des Belonogaster. — Nous avons à dessein employé le terme de femelles pour définir les individus qui forment les associations des *Belonogaster*. C'est qu'en effet les nidifications de ces Vespides nous apparaissent comme représentant typiquement des associations de guèpes femelles capables de fournir chacune une nidification indépendante. L'absence d'ouvrières vraies me paraît à peu près certaine, au moins dans les nids du *Belonogaster junceus* que j'ai étudiés.

Lorsqu'on examine au hasard les individus femelles d'un nid

de *Belonogaster junceus*, on y rencontre toujours une proportion beaucoup plus forte de femelles à ovaires bien développés porteurs d'œufs, que de femelles à ovaires réduits. Ainsi, à Thiès, sur huit individus constituant la population adulte d'un nid de cette espèce, je compte six femelles à ovaires portant des œufs plus ou moins développés pour deux ne renfermant que des gaines ovariques réduites. Parmi les *six* femelles à gaines ovariques bien développées, *deux* renferment des œufs mûrs. Une de ces femelles, qui se distingue des autres par des *dimensions près de deux fois plus fortes* que celles de ses congénères, ne montre qu'un petit nombre d'œufs mûrs. Une femelle *de moitié plus petite* renferme au contraire un nombre d'œufs mûrs beaucoup plus élevé.

Ainsi la distinction d'après la taille entre *femelles* et *ouvrières* dans les nids de *Belonogaster* est tout à fait erronée. Les dimensions apparentes ne laissent rien présumer de la fertilité des individus. Les femelles à gaines ovariques réduites sont vraisemblablement des individus qui viennent d'éclore et n'ont pas encore quitté le nid.

La dissection des femelles associées pour fonder de nouveaux nids montre toujours chez elle des ovaires bien développés porteurs d'œufs. Nous avons examiné de nombreuses associations à deux ou plusieurs individus ; les résultats ont toujours concordé dans ce sens (Voy. p. 138). En comparant d'ailleurs le nombre des œufs produits dans un nid par une femelle solitaire, à celui qu'on observe dans le même temps sur des nids de femelles associées, on peut se rendre nettement compte de la fertilité des différents individus qui prennent part à ces associations. En examinant le 18 mai différents nids provenant de l'émigration des femelles dans l'observation que nous avons citée plus haut, nous trouvons, après un intervalle de *près d'un mois pour tous les nids* :

7	œufs et larves	pour un nid à	femelle solitaire.
36	—	pour un nid à 4	femelles associées.
65	—	— 7	—

On voit donc que, dans ces associations, la part prise par les différents individus à l'accroissement de la population du guêpier est manifeste. Cette polygynie si marquée nous permet de

mettre en doute l'existence d'ouvrières vraies dans les nids des *Belonogaster*.

Ralentissement de la maturité sexuelle par le travail. — On peut observer d'autre part que si, dans les associations de *Belonogaster*, toutes les femelles paraissent aptes à la ponte, des écarts importants existent cependant entre elles sous le rapport de l'activité reproductrice, suivant les circonstances auxquelles elles sont soumises.

Les femelles bien nourries, qui ne sont astreintes qu'à un travail éducateur modéré, mûrissent rapidement leurs œufs et sont aptes à la ponte au bout d'une quinzaine de jours. Celles, au contraire, qui sont astreintes à un travail considérable pour la récolte des proies, ne parviennent à maturité que beaucoup plus tard et, quoique fécondes, conservent pendant longtemps le caractère d'ouvrières asexuées. Ainsi, les jeunes femelles nées du 15 au 20 avril dans le nid transplanté cité précédemment, ont essaimé et fourni une ponte abondante dans leurs nids nouveaux le 1er mai. Le délai de dix à quinze jours me paraît être, d'après des observations diverses, l'intervalle de temps minimum nécessité pour la maturation des œufs chez les femelles bien nourries. Comme, dans ces observations, les jeunes femelles nouvellement écloses se nourrissaient sur place aux dépens des larves de l'ancien nid, et n'avaient point à fournir un travail considérable pour aller à la recherche des proies ou des matériaux de construction, le développement de leurs glandes ovariques a pu s'accomplir très rapidement. Mais l'observation suivante prouve que si les jeunes femelles sont astreintes à un travail de recherche et d'apport alimentaire considérable, leur maturation sexuelle est infiniment retardée.

Un nid est édifié par une femelle solitaire dans le courant de mai au Dahomey. Le 10 juin, une jeune femelle de petite taille, ayant l'aspect d'une ouvrière, éclôt de l'unique cellule d'élevage à laquelle, progressivement, ce nid a été réduit par suite des conditions mauvaises où il était placé. La jeune femelle et la fondatrice sont aussitôt marquées d'un signe différent.

Dès la naissance de la jeune femelle, on voit la fondatrice reprendre complètement la construction et réédifier de nou-

veaux alvéoles, les anciens ayant été entièrement détruits. La jeune femelle ne prend aucune part à ce travail de reconstruction du nid. — Le 12 juin, a lieu une nouvelle destruction, par la fondatrice, des œufs qu'elle a pondus et des nouveaux alvéoles. La jeune femelle reste sur le nid sans manifester d'activité spéciale. Le 20, il y a reprise complète de la construction par la fondatrice, élaboration de six alvéoles et renforcement du pétiole de suspension. On voit la fondatrice pondre dans les cellules. Le 26, des œufs sont vus dans tous les alvéoles. Les éclosions se produisent les jours suivants, et à partir de ce moment on observe que la jeune femelle s'emploie seule à la recherche des proies. La fondatrice reste constamment sur le nid sans s'en écarter : elle reçoit les aliments apportés par la jeune femelle pourvoyeuse et les distribue aux larves.

La jeune pourvoyeuse, qui est constamment en chasse au dehors, est suivie jusqu'au 12 juillet. A cette date, elle est tuée et examinée. Les ovaires sont normaux, mais *aucun œuf n'est encore mûr* : le développement des gaines ovariques est encore bien loin d'avoir atteint la maturité complète. Il n'y a cependant aucun doute qu'il s'agisse d'une *femelle féconde*, mais le développement sexuel n'a pu encore se poursuivre complètement. *Cette femelle a été fécondée; les spermatozoïdes remplissent le réceptacle séminal.*

Il ressort très nettement de ces observations que le développement sexuel des femelles fécondes chez les *Belonogaster*, subit d'une façon profonde l'influence des conditions d'alimentation et de travail auxquelles elles sont soumises. Les femelles bien nourries et n'ayant point un travail nourricier considérable à fournir sont mûres et aptes à la ponte en moins de quinze jours. Les femelles mal nourries, astreintes dès leur naissance exclusivement à un travail personnel de recherche des proies, ne mûrissent leurs ovules que beaucoup plus tardivement. Ce délai peut atteindre certainement plus d'un mois et demi après l'éclosion, si l'on en juge d'après l'état des glandes ovariques observé chez la jeune femelle citée ci-dessus.

Les jeunes femelles fécondées et aptes ultérieurement à la ponte, mais rendues temporairement stériles par le travail et le défaut de nourriture, fonctionnent donc, avant leur maturité

sexuelle, *comme des ouvrières*. C'est à cette seule réduction temporaire de l'activité des ovaires que se réduit, selon nous, la différenciation, chez les *Belonogaster*, des castes femelles. Il n'y a vraisemblablement pas encore chez ces Vespides formation d'ouvrières vraies, inféconde ou à reproduction parthénogénétique, comme on en observe chez les guêpes supérieures.

Fonctions des jeunes femelles avant la fécondation. —Les jeunes femelles nouvellement écloses, avant même d'être fécondées, participent d'ailleurs presque immédiatement à l'entretien du nid et se comportent ainsi comme des ouvrières.

J'ai observé sur des nids transplantés de *B. junceus* que les jeunes femelles nouvellement écloses restent habituellement sur le nid pendant une huitaine de jours environ, avant de s'envoler au dehors à la recherche de la nourriture. Pendant ces huit premiers jours de vie sédentaire, où elles n'ont point encore subi le contact des mâles, elles sont alimentées copieusement par l'apport nourricier des femelles plus âgées. Dès qu'une femelle pourvoyeuse rentre au nid porteuse d'une boulette nutritive, immédiatement les jeunes femelles s'en emparent et la malaxent pour elles-mêmes avant d'en nourrir les larves. Après en avoir absorbé une certaine partie, elles distribuent le reste aux larves. Elles vaquent également à l'organisation du nid, favorisent les éclosions nouvelles, mais ne paraissent pas prendre une part effective à la construction des nouveaux alvéoles. Cette besogne est le propre des femelles fécondées, mûres sexuellement et prêtes à pondre.

Cette période de vie sédentaire au cours de laquelle les jeunes guêpes n'ont pas d'effort important à fournir, permet la croissance rapide de leurs glandes ovariques. Cette croissance se ralentit dès que, pressées par le besoin, elles se répandent au dehors et fonctionnent alors comme pourvoyeuses.

Alimentation des larves. — Nature des proies. —Les proies sont fournies aux larves sous forme de boulettes malaxées, suivant la méthode ordinaire des guêpes sociales. (fig. 27-28). Ces boulettes sont déposées directement dans la bouche de la larve. Les guêpes malaxent leurs boulettes pendant assez longtemps avant de les distribuer. Au cours du malaxage, elles s'aident des pattes anté-

rieures pour maintenir et retourner la boulette alimentaire en tout sens (fig. 28).

Les proies choisies sont habituellement des chenilles ou des larves d'insectes. J'ai assisté une fois à la capture d'un termite ailé, par une femelle fondatrice. Comme chez les guêpes sociales de nos régions, l'intestin des proies est rejeté au dehors.



Fig. 27. — Nidification normale de *Belonogaster junceus*, en activité. — Une partie des adultes ont été écartés pour laisser voir l'organisation du nid, qui est vu de profil dans sa position de suspension. En haut, à droite, sont les cellules nouvellement formées renfermant les œufs et de très jeunes larves. En bas, les hautes cellules closes des larves âgées et des nymphes. — Deux femelles nourricières malaxent entre leurs mandibules une boulette alimentaire destinée aux larves. — Photographie à l'état vivant, grandeur naturelle. — Dahomey.

Lorsqu'on présente aux jeunes femelles sur les nids des proies entières, non malaxées ou écrasées, elles les rejettent habituellement ; elles ne les acceptent que si la proie a déjà subi un commencement de broyage. S'il n'existe pas de larves écloses dans les nids, mais seulement des œufs, on voit les femelles absorber la proie pour elles-mêmes en la malaxant progressivement jusqu'à réduction en une petite boulette qui est finalement rejetée au dehors.

Œcotrophobiose ou Echanges nutritifs réciproques entre larves et adultes. Exploitation trophique des larves. Origine de la vie sociale chez les Vespides. — On peut observer, d'une façon plus frappante chez les *Belonogaster* que chez les autres Guêpes So-

ciales, une particularité biologique dont l'importance n'a pas été suffisamment mise en relief, bien qu'elle nous paraisse fondamentale pour comprendre l'origine des tendances sociales et des éducations multiples chez les Guêpes Sociales. Il s'agit des échanges nutritifs réciproques entre les adultes et leurs larves. Si les guêpes adultes fournissent leur nourriture aux larves, à la becquée, avec un attachement maternel comparable à celui des oiseaux, elles leur demandent en retour la sécrétion salivaire dont elles sont friandes, avec une exigence telle que l'apport nourricier paraît, dans beaucoup de cas, subordonné au désir de provoquer cette sécrétion.



Fig. 28. — Femelle nourricière de *Belonogaster junceus* malaxant sa boulette avant de la distribuer aux larves. La boulette est maintenue entre les mandibules et la patte antérieure droite. — Photographie à l'état vivant, grossie deux fois.

Il ne faut point confondre l'absorption de liquide buccal par les femelles avec celle des gouttes d'eau qui, après la pluie, peuvent remplir les alvéoles du nid. Cette eau est toujours rejetée au dehors, tandis que la sécrétion salivaire est ingérée par les adultes.

L'attention des anciens auteurs ne paraît pas avoir été nettement attirée par ces échanges nutritifs remarquables qui ont lieu par voie de réciprocité entre larves et adultes chez les Guêpes Sociales.

Réaumur, qui a décrit d'une façon parfaite les soins merveilleux que donnent les guêpes à leurs larves, n'indique nullement qu'elles reçoivent en retour de celles-ci une liqueur dont elles sont friandes. Nous transcrivons ici le passage dans lequel l'illustre observateur des insectes a fait connaître, dans ses Mémoires, la méthode nourricière classique des Guêpes Sociales de nos régions. Ce passage pourrait s'appliquer intégralement

aux *Belonogaster* africains. « Ce sont ces vers qui demandent les principaux soins des mouches qui se tiennent dans l'intérieur du guêpier ; elles les nourrissent comme les oiseaux nourrissent leurs petits ; de temps en temps, elles leur portent la becquée. C'est une chose merveilleuse que de voir l'activité avec laquelle une mère guêpe parcourt les unes après les autres les cellules d'un gâteau ; elle fait entrer la tête assez avant dans celles dont les vers sont petits ; ce qui s'y passe est dérobé à l'observateur, mais il est aisé d'en juger par ce qu'elles font dans les cellules dont les vers plus gros sont prêts à se métamorphoser. Ceux-ci, plus forts, sont moins tranquilles ; souvent ils avancent leur tête hors de la cellule et, par de petits bâillements, semblent demander la becquée ; on voit les guêpes la leur apporter ; après qu'ils l'ont reçue, ils restent tranquilles ; ils se renfoncent pour quelques instants dans leur petite loge. Les guêpes de la grosse espèce, les frelons, avant que de donner la nourriture à leurs petits, leur pressent un peu la tête entre leurs deux serres...

«... Je ne sais si l'attention de ces mouches ne va pas jusqu'à proportionner la nourriture à la force des vers ; j'en ai observé qui ne donnaient qu'une goutte de liqueur à sucer à des vers déjà gros et j'en ai observé qui donnaient à des vers encore plus gros des aliments solides (1). »

Dans la photographie que nous donnons (fig. 29), on peut saisir sur le vif tous ces principaux actes de la vie d'un guêpier, chez les *Belonogaster*.

Il est probable que la goutte de liqueur dont parle Réaumur représente en réalité la sécrétion salivaire de la larve humée par la guêpe nourricière. L'observation relatée plus haut du pasteur Gueinzius, citée par Künckel d'Herculais pour le *Belonogaster rufipennis*, et dans laquelle les femelles offrent aux larves quelques gouttes d'une liqueur claire qui sort de leur bouche, doit être interprétée, avec certitude, d'une façon inverse. En réalité, ce sont les femelles qui puisent sur la bouche des larves des gouttelettes nourricières.

Du Buysson (1903) et Janet (1903) ont nettement observé, chez les Vespides supérieurs de nos régions, l'existence d'une

(1) Réaumur, Mémoires, t. VI, p. 168.

sécrétion buccale des larves et dont les guêpes adultes se nourrissent. « Les larves, écrit du Buysson, sécrètent par la bouche un liquide abondant. Dès qu'on les touche, on voit sourdre ce liquide. La reine, les ouvrières, les mâles sont friands de cette sécrétion.

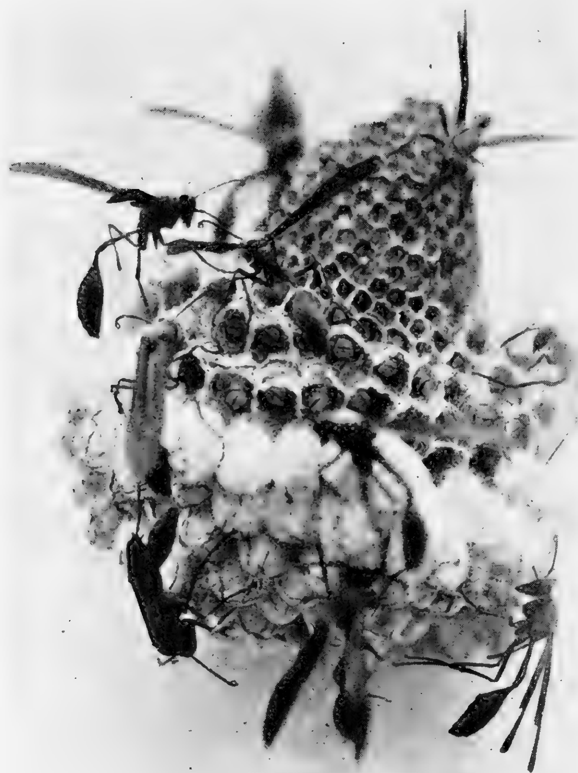


Fig. 29. — Nidification active et prospère de *Belonogaster junceus*, photographiée au Dahomey, à l'état vivant. — Le nid est vu de face dans sa position de suspension, le pédoncule se devine, à l'arrière-plan. A la partie supérieure sont les alvéoles jeunes renfermant les œufs; dans la région moyenne, les larves à divers stades; en bas, les cocons. — Les adultes mâles présents sur le nid se reconnaissent à l'enroulement de leurs antennes en crosse, à l'extrémité. L'un d'eux, à gauche, dans la partie moyenne, est vu humant le liquide buccal d'une larve. Le flou des ailes est dû à leurs vibrations attractives. On remarquera que ce mâle porte une expansion latérale de stylopisation, à l'abdomen. Dans le voisinage, on voit les larves présenter leur région céphalique à un adulte dont les ailes sont en vibration. — Photographie grandeur naturelle.

Ils savent exciter les nourrissons à leur fournir ce breuvage. » Janet (1903) a constaté que cette sécrétion était produite par la glande séricigène et venait sourdre par un orifice à la base

du labium. « Ce produit est souvent absorbé par les imagos, par exemple par les ouvrières nouvellement écloses ou pour les mâles, qui viennent, pour l'obtenir, mordiller la tête de la larve (1). »

Ni l'un ni l'autre de ces auteurs n'a cependant tiré de ces observations les indications qu'elles nous paraissent légitimement comporter au point de vue de la genèse des sociétés de guêpes.

Chez les *Belonogaster*, comme chez les Icaria et les Polistes, nous avons pu confirmer et préciser ces observations. Toutes les larves, dès leur naissance, laissent exsuder par la saillie de l'hypopharynx, à la face inférieure de l'entonnoir buccal, un liquide salivaire abondant qui s'étale sur la bouche, au moindre attouchement, en une large goutte. Tous les adultes, tant mâles que femelles, se montrent remarquablement avides de cette sécrétion salivaire dont la saveur est légèrement sucrée. C'est surtout chez les *Belonogaster* qu'on peut observer l'insistance avec laquelle les adultes réclament ce produit aux larves et les procédés qu'ils emploient pour le leur faire exsuder.

Dès qu'une nourricière a réparti entre les différentes larves sa boulette alimentaire, on la voit passer successivement, frémissante et faisant vibrer ses ailes, devant chaque alvéole qui abrite une larve, pour humer la gouttelette salivaire qui vient sourdre aussitôt en abondance à la bouche de celle-ci. Le procédé mis en œuvre pour provoquer la sécrétion est très facile à suivre. Le frémissement et la vibration des ailes de la nourricière avertissent la larve qui, pour recevoir à nouveau la nourriture, avance sa tête vers l'orifice de l'alvéole. Lorsque la larve vient de manger, ce simple mouvement s'accompagne souvent d'une poussée de sécrétion immédiate. Si la sécrétion n'apparaît pas, la guêpe saisit la tête de la larve entre ses mandibules, l'attire à elle, puis, brusquement, repousse la larve dans son alvéole où elle enfonce entièrement sa tête. Ces mouvements qui s'accompagnent d'une excitation des bords de la bouche amènent la larve à laisser sourdre son liquide salivaire.

(1) Dans son travail sur *Vespa crabro*, Janet a accordé une certaine importance au liquide nourricier émis par les larves. Il estime que peut-être les larves destinées à devenir des ouvrières contribuent avec les imagos à l'élaboration de la nourriture liquide qui devra être servie aux larves des reines, et que les jeunes ouvrières nouvellement écloses peuvent s'alimenter partiellement, dès l'éclosion, avec cette sécrétion.

On peut voir les femelles passer à trois et quatre reprises différentes devant le lot de larves auxquelles elles viennent de distribuer la nourriture, pour en aspirer la sécrétion. L'insistance qu'elles mettent à cette opération est souvent telle qu'il y a une disproportion flagrante entre la quantité de nourriture distribuée aux larves par les femelles et celle du liquide salivaire que celles-ci reçoivent en retour. Il y a alors exploitation réelle des larves par les nourricières.

La sécrétion salivaire est d'ailleurs demandée aux larves sans apport compensateur de nourriture, à la fois par les femelles qui viennent d'éclore, et par les mâles, pendant le temps que ceux-ci restent sur le nid (fig. 29). Ces derniers emploient les mêmes procédés que les femelles pour déterminer les larves à produire leur sécrétion. Ils la leur demandent surtout après qu'ils viennent de malaxer pour eux-mêmes une boulette alimentaire, sans qu'il y ait alors échange réciproque de matière nutritive. Enfin les jeunes individus mâles et femelles peuvent trouver dans la sécrétion des larves un aliment suffisant pour leur permettre de se maintenir en vie pendant au moins une semaine, sans aucun autre aliment.

Il est très facile de provoquer artificiellement la sécrétion buccale des larves. Le moindre attouchement sur les bords de la bouche la détermine. Le mouvement d'avancée des larves à l'entrée de leurs alvéoles, qui les incite à tendre la bouche vers les nourricières pour recevoir la masse alimentaire, est déterminé aussi très aisément par les vibrations de l'air au voisinage du nid. Il suffit de siffler fortement ou de pousser des sons aigus auprès d'un nid de *Belonogaster* pour voir toutes les larves avancer leur tête à l'orifice des alvéoles. Or, c'est également par des vibrations de l'air produites par l'agitation rapide du corps et les battements répétés des ailes, que les adultes provoquent ces mouvements, soit au moment de l'apport de la nourriture, soit pour susciter la sécrétion buccale dont ils sont friands.

La réciprocité des échanges nutritifs qui se produisent entre les femelles adultes et les larves, l'exploitation directe de la sécrétion des larves, sans compensation alimentaire, par les mâles et les femelles nouvellement écloses, sont des phénomènes trophobiotiques dont la constatation est d'une haute importance

pour comprendre l'origine des tendances sociales chez les Vespides, comme nous le montrerons plus loin. Le maintien au nid des jeunes femelles, les associations entre femelles isolées, l'éducation en commun d'un grand nombre de larves, s'expliquent pour nous rationnellement par l'attachement des guêpes à la sécrétion larvaire. On peut donner le nom d'*œcotrophobiose* (de, οἶκος, famille) à cette symbiose particulière familiale, caractérisée par des échanges nourriciers réciproques entre larves et parents, qui est le fondement des sociétés chez les Guêpes Sociales. Les associations des Vespides supérieurs doivent être pour nous conçues comme ayant en effet pour cause première l'exploitation trophique des larves par les adultes. Celle-ci n'est elle-même qu'un cas particulier de ces phénomènes de *trophobiose* dont la vie des insectes sociaux, en particulier les fourmis qui cultivent des Aphides ou des Coccides pour s'alimenter de leurs sécrétions, montre de nombreux exemples.

Les groupements œcotrophobiotiques des *Belonogaster*, qui nous font assister aux débuts de la vie sociale chez les Vespides, sont l'aboutissement de cette évolution de l'instinct éducateur dirigée par l'intérêt individuel, dont nous avons étudié les manifestations originelles chez les guêpes solitaires.

A voir l'insistance extrême avec laquelle tous les adultes, dans leur jeune âge, cherchent à obtenir la sécrétion salivaire des larves, il est permis de penser que des nécessités physiologiques, plus profondes que la satisfaction d'une simple gourmandise, sont liées à cette sécrétion. Sans doute exerce-t-elle une influence favorisante sur le développement des glandes génitales. Des expériences intéressantes permettront de trancher cette question. Peut-être le ralentissement du développement sexuel chez la jeune femelle travailleuse de l'observation VII, citée plus haut, est-il lié à l'absence de cette sécrétion pendant les premiers jours de sa vie, lorsque le nid ne renfermait encore aucune larve.

Vie des colonies. — *Les sexes.* — D'après ce que nous venons de dire, il ne paraît exister dans les groupements sociaux des *Belonogaster* que deux catégories d'individus, les femelles et les mâles. La caste des ouvrières ne semble point encore différenciée, au moins dans les espèces que j'ai étudiées. Nous sommes ici,

par conséquent, à l'origine de la vie sociale chez les Vespides.

Les premiers adultes issus d'un nid sont habituellement des femelles. Je n'ai observé qu'une seule fois la présence d'un mâle nouvellement éclos dans un nid formé par une femelle solitaire. Cette observation prouve pourtant qu'en fin de ponte une femelle isolée peut produire des mâles. Le plus habituellement les mâles ne font leur apparition que dans les guêpiers populeux. Ils sont, comme du Buysson l'a fait justement remarquer, le produit de pontes terminales, suivant la grande loi qui régit le déterminisme du sexe chez les Guêpes Solitaires.

Il y a aussi des raisons de penser que la diminution de la nourriture joue un rôle dans le déterminisme de leur apparition. Il est certain, d'autre part, que les larves qui leur donneront naissance ne reçoivent point de nourriture spéciale. Les cellules qui les abritent ne sont point différenciées extérieurement.

Les mâles nouvellement éclos restent sur le nid. Aussitôt qu'une pourvoyeuse apporte sa boulette alimentaire à la collectivité, ils en prennent leur part, ainsi que les femelles restées sur le nid, et la malaxent pour leur propre compte. Ils demandent également leur sécrétion aux larves, comme nous l'avons dit. Pendant tout le temps qu'ils demeurent au nid, c'est-à-dire quatre ou cinq jours, ils se comportent donc comme des parasites. Leur grand nombre est une gêne considérable pour la collectivité; aussi voit-on souvent des nids anciens décroître et disparaître *par l'excès de production des mâles*, qui prélèvent pour eux-mêmes la majeure partie de la nourriture destinée aux larves.

Les jeunes femelles nouvellement écloses commencent, nous l'avons dit, très peu de temps après leur éclosion, à distribuer la nourriture aux larves. Ce n'est guère qu'à partir du huitième jour qu'elles vaquent elles-mêmes à la recherche de la nourriture au dehors et deviennent des pourvoyeuses.

Leurs soins ne se limitent pas absolument à l'apport et à la distribution de la nourriture. Elles ne prennent point part encore à la construction, mais aident au nettoyage des anciens alvéoles, à la sortie des adultes nouvellement éclos, à la propreté du nid. Lorsque la pluie vient à se répandre sur le nid, on les voit, comme les femelles plus âgées, humer les goutte-

lettes qui remplissent les alvéoles et rejeter l'eau à l'extérieur.

Lorsqu'un nid est privé artificiellement des femelles âgées, aptes à devenir des pourvoyeuses, et se trouve réduit aux soins des femelles nouvellement écloses, il périclite (observations I et II). On voit alors les jeunes femelles attaquer les larves et les dévorer pour leur propre compte. Pour que la nidification suive son cours normalement, il est indispensable qu'il existe à la colonie des femelles d'au moins plusieurs jours, capables de remplir le rôle de pourvoyeuses.

Mais les véritables pourvoyeuses, celles qui entretiennent l'activité nourricière du guêpier, nous paraissent être surtout les femelles âgées, ayant pondu et qui nourrissent des larves qui leur appartiennent en propre dans la colonie. On constate en effet (observation I) que, même dans les nids populeux ou les associations, les guêpes qui viennent de pondre continuent à fonctionner comme pourvoyeuses. Elles ne paraissent pas cependant limiter leurs soins au lot de larves qui leur appartiennent en propre. Le plus souvent, en effet, lorsqu'une pourvoyeuse rentre au nid, sa boulette nutritive est immédiatement partagée entre les femelles restées sur le nid. Chacune de celles-ci distribue la parcelle aux larves à sa portée, sans choix ou exigences spéciales. Tous les soins à donner aux larves sont mis en commun dans la colonie entre les différents occupants, de même que la sécrétion produite par les larves appartient à tous.

Ainsi, les fonctions diverses nécessaires à la vie de la colonie sont loin d'être aussi étroitement partagées entre les femelles que chez les Vespides supérieurs. La division du travail chez les *Belonogaster* est encore à ses débuts. On peut dire seulement que ce sont *de préférence* les femelles nouvellement écloses qui remplissent les fonctions de nourricières, malaxant la nourriture et la distribuant aux larves; et *de préférence* les femelles ayant pondu qui servent de pourvoyeuses. Mais ce ne sont point là des règles constantes. En fait, il n'y a de constant que la présence permanente au nid des jeunes femelles, pendant les premiers jours de leur éclosion, et l'édification des alvéoles par les femelles aptes à la ponte. En dehors de ces deux règles, la vie du guêpier ne paraît pas subordonnée à des principes directeurs bien définis.

Les guêpes qui nidifient solitairement connaissent exactement l'état de développement des œufs dont elles attendent le développement. Avant que l'éclosion ne se soit produite, elles ne cherchent point à leur fournir de nourriture. Mais, dans les associations nombreuses, les femelles ne sont plus aussi renseignées sur l'état de leurs œufs; on les voit, à chaque apport de nourriture, inspecter les alvéoles pour y découvrir les larves. Si elles n'en rencontrent point, elles passent à une autre femelle la boulette nourricière dont elles sont chargées ou la rejettent.

Cycle d'évolution des colonies. — Croissance et régression. — Causes de déclin et de dispersion. —Lorsque les conditions d'alimentation sont favorables, les colonies de *Belonogaster* s'accroissent assez rapidement. Mais comme nous l'avons vu, leur croissance est limitée : il ne s'établit pas de guêpiers pérennes. J'ai observé chez le *B. junceus* les faits suivants qui donnent une idée de la croissance des larves et, par suite, de la durée d'évolution des nids. Il faut à un œuf environ un mois, dans des conditions d'alimentation favorables, pour effectuer son développement total et donner naissance à une guêpe adulte. Des œufs déposés sur un nid le *2 avril* donnent des larves qui le 18 avril filent leur cocon. L'éclosion du premier adulte a lieu le *1er mai*. Un deuxième nid, fondé vers le 25 avril, renferme un premier cocon larvaire le 18 mai. L'éclosion des premiers adultes a lieu le 2 juin (Voy. observations I et II). En saison sèche, quand la nourriture est rare, la durée d'évolution de l'œuf à l'adulte exige près de deux mois (observation IV).

Lorsque les nids sont édifiés par des femelles solitaires, il n'y a guère plus de 7 à 8 alvéoles au premier élevage (fig. 30, *1-3*). Le chiffre de 7 à 8 œufs exprime en effet la moyenne d'une ponte partielle (observation V). Mais souvent la deuxième ponte se produit un peu avant l'éclosion des premiers adultes (fig. 30, *4*). C'est seulement à l'éclosion de ces derniers, qui deviennent des associés, que l'évolution du nid s'accélère rapidement. Nous avons vu dans les nids à 4 associées qu'on pouvait compter, au bout d'un mois environ, plus de 30 œufs et larves, et plus de 60 dans les associations à 7 individus. L'édification d'un guêpier de 150 à 200 cellules ne doit donc pas exiger plus de trois mois dans de bonnes conditions de saison et de nourriture.

Il est rare, même pour le *B. junceus*, que les guêpiers atteignent de telles dimensions. De nombreuses causes interviennent, en effet, pour limiter leur évolution. Les guêpiers populeux ne se rencontrent qu'au cœur de l'hivernage où l'alimentation des larves est aisée. Lorsque la nourriture est peu abondante, et de recherche difficile, beaucoup de jeunes guêpes abandonnent les nids trop populeux. Nous avons vu comment se forment ces migrations. Les guêpes restantes, étant dans l'impossibilité d'assurer à elles seules l'alimentation de toutes les larves, s'emparent des plus jeunes, les massacrent et les distribuent en pâture aux plus anciennes. Le nid est alors remanié de fond en comble avant d'être finalement abandonné. La misère produit ici les mêmes effets que l'approche de l'hiver chez les guêpes supérieures de nos régions. Toutes les fois qu'une perturbation importante est apportée à une

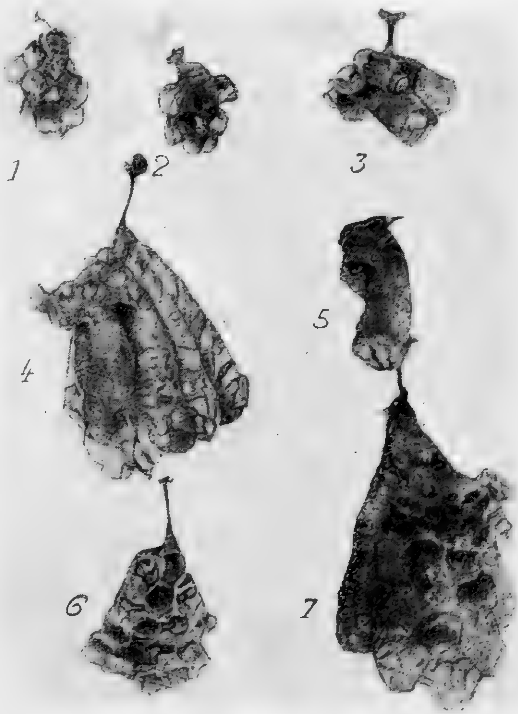


Fig. 30. — Nidifications jeunes de *Belonogaster junceus* à divers stades de développement. — Grandeur naturelle. — 1, 2, 3, nids formés par des femelles solitaires, à la première série de pontes. — 4, nid plus âgé de femelle solitaire. Les larves de la première série de pontes ont tissé leur cocon, mais aucune éclosion ne s'est encore produite. La deuxième série de pontes est déjà commencée. — 5, nid de femelle solitaire réduit par la disette à un élevage unique. Une larve est en cours d'éducation; elle est le seul individu conservé d'une série de pontes. La larve précédente correspondant à la première série a filé son cocon. Elle représente aussi l'unique individu conservé de cet élevage. — 6, 7, nidifications formées par des femelles associées. Le nid 6, formé par deux associées, est au même stade que les nids 1 et 2. Le nid 7 est formé par trois associées.

nidification, on assiste à ces mêmes phénomènes, émigration partielle ou totale des femelles jeunes, massacre d'une partie de l'élevage par les anciennes au profit des larves plus âgées, et finalement abandon ou reconstruction totale du nid par des fondatrices.

La cause essentielle de cette limitation des élevages est liée aux difficultés saisonnières. Mais, même dans des nidifications normales, favorisées par la saison, la dissociation progressive d'un guêpier paraît se produire. Beaucoup de femelles, jeunes ou âgées, abandonnent spontanément la colonie après un temps plus ou moins long. Le chiffre des éclosions, dans les nids populeux dont tous les adultes ont été tués, se montre, en effet, au bout de quelques jours, supérieur à celui des adultes qui étaient présents au nid au moment de la capture. Au fur et à mesure que se produisent des éclosions nouvelles, il y a donc abandon du nid par un grand nombre d'individus plus âgés. Une dissociation permanente s'établit parallèlement à l'accroissement des colonies.

On peut observer, en effet, sur les nids transplantés après enlèvement de tous les adultes qu'ils contenaient au moment de la capture, qu'au bout d'une semaine le chiffre des éclosions nouvelles a compensé de telle sorte le nombre primitif des occupants adultes du nid, que ces nouveaux venus se gênent réciproquement. Lorsqu'une pourvoyeuse amène au nid sa boulette nutritive, elle est immédiatement accueillie par un grand nombre de bouches avides qui s'emparent chacune d'une parcelle de la provende. Il y a alors déséquilibre entre l'apport et la consommation. De plus, les guêpes se trouvant en trop grand nombre sur une nidification étroite, se heurtent constamment les unes les autres. Il est nécessaire, pour le bon équilibre de la colonie, que beaucoup des jeunes occupants s'en écartent.

Il semble d'ailleurs, d'après le résultat des observations I et II, que les guêpes qui ont pondu et donné naissance à des larves dans un guêpier en cours de croissance normale, les abandonnent spontanément, après un certain temps, aux soins des jeunes femelles ou des associées en délaissant le nid. Le bénéfice de l'association est bien ici l'allégement par la communauté des soins éducateurs individuels. Beaucoup de femelles, après avoir

pondu, s'en remettent aux autres du soin de parfaire l'éducation des jeunes et cessent de prendre part aux travaux de la colonie. Il n'y a donc pas, dans les associations de *Belonogaster*, cette cohésion remarquable que l'on observe dans les nidifications des Vespides supérieurs, et qui est fonction directe de la division du travail et de la différenciation de la caste inféconde.

Le déclin des colonies peut être également provoqué par la

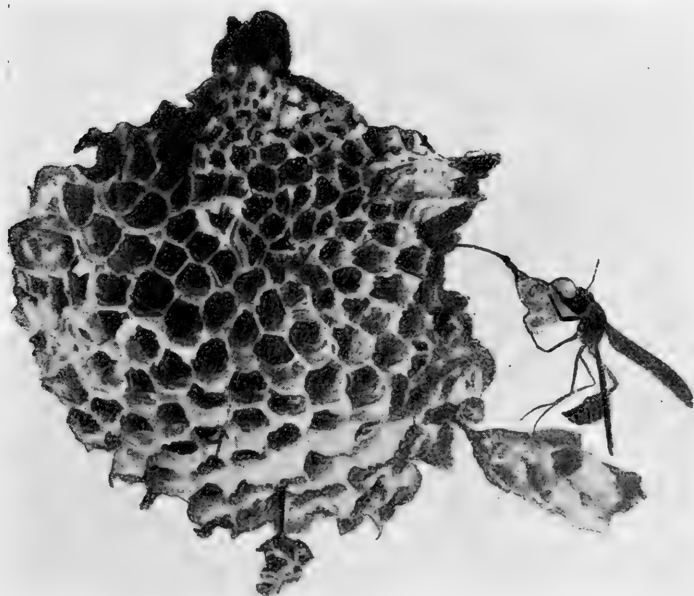


Fig. 31. — Greffe de nouveaux nids sur une nidification ancienne détruite et abandonnée, à la suite d'invasion par des Tachinaires (*Roubaudia*). Une femelle solitaire travaille à la construction d'une de ses cellules. — Dahomey. Photographie à l'état vivant. — Sub-grandeur naturelle.

surabondance et le *parasitisme* des mâles. Enfin, il est également assuré, au bout de quelques mois de vie prospère, par l'envahissement total des Tachinaires du groupe des Anacamptomyies (*Anacamptomyia*, *Roubaudia*) dont nous avons indiqué ailleurs les effets parasitaires sur les nids. La destruction complète de la nidification envahie par les Tachinaires est à peu près fatale au bout de quelques mois, notamment à la fin de l'hivernage. Il y a alors essaimage massif aux alentours du nid parasité, souvent même construction immédiate de nouveaux nids sur les alvéoles détruits du nid ancien (fig. 31). Toutes ces causes

diverses agissent de manière à limiter obligatoiremen la croissance et l'évolution des guêpiers des *Belonogaster*.

Retour à l'éducation solitaire sous l'influence de la misère. — Les guêpes qui fondent solitairement un guêpier ne manifestent pas d'ordinaire une persistance bien grande dans leur activité éducatrice, lorsque les conditions ne sont pas favorables. On les voit, si la nourriture est rare, massacrer bientôt leur élevage en cours ou l'abandonner sans plus s'en soucier. Parfois, cependant, la guêpe fondatrice maintient son élevage, mais en le réduisant à un petit nombre de larves, deux ou trois par exemple. Il est même des cas où cette réduction est poussée *jusqu'à une seule et unique larve.* Lorsque cette dernière a filé sa coque et n'exige plus de soins de la part de la mère, une autre larve est alors mise en cours d'éducation (fig. 30, 5). Il y a retour, dans ces conditions, au procédé d'élevage d'une seule larve à la fois, si constant chez les Guêpes Solitaires. Cette régression des habitudes éducatrices, imposée par la misère, constitue chez les *Belonogaster* un nouveau trait biologique primitif à ajouter aux autres, et qui montre une fois de plus les affinités directes unissant les deux groupes de Vespides.

La régression des nidifications par la destruction d'une partie de l'élevage lorsque les conditions d'alimentation deviennent défavorables, est également un caractère biologique commun à tous les Vespides. Malgré le perfectionnement si remarquable des soins donnés aux larves chez les sociaux, la prédominance des tendances individualistes sur l'attachement aux jeunes, dont nous avons montré maints exemples chez les Guêpes Solitaires, se retrouve également ici avec toute son ampleur. On peut dire que, chez tous les Vespides, l'instinct maternel reste développé sensiblement au même degré, quel que soit le mode éducateur utilisé. Le perfectionnement des procédés maternels est un perfectionnement à tendances surtout individualistes.

Caractères généraux des sociétés de Belonogaster. — Les sociétés formées par les *Belonogaster*, d'après ce que nous en avons exposé, doivent donc être conçues comme des *associations limitées*, sans cohésion bien grande, de guêpes femelles capables de vie solitaire et qui mettent en commun leurs efforts éducateurs. Ces associations, dont l'origine doit être cherchée dans la *trophobiose*,

se disjoignent avec une grande facilité lorsque les circonstances deviennent défavorables ou que l'excès de la population du guêpier entraîne un labeur trop grand. Il y a alors essaimage plus ou moins total et dispersion des associées. La mise en commun des efforts est limitée principalement aux fonctions d'apport des proies et de nutrition des larves. La construction des alvéoles est personnelle aux femelles prêtes à pondre, mais la division du travail est encore à ses débuts dans ces groupements polygynes. L'absence d'ouvrières vraies et de reines différenciées indique nettement le caractère tout à fait primitif de ces associations de guêpes. Le retour, en période de disette, à des procédés éducateurs absolument semblables à ceux qui caractérisent les guêpes solitaires, témoigne d'autre part des affinités encore étroites qui unissent les Belonogaster à ces Vespides.

OBSERVATIONS SUR LES BELONOGASTER

DESTINÉE DES NIDS TRANSPLANTÉS

Observation I. — Le 1er mars, trois nids de *B. junceus* pris au dehors sont introduits au laboratoire après destruction de tous les adultes qu'ils contenaient. Deux femelles nouvellement écloses sur d'autres nids sont placées sur deux des nids transplantés, avec chacune une marque distinctive. Ces deux guêpes ne tardent pas à travailler à la substance du nid qu'elles occupent, rongeant les alvéoles vides et l'opercule des cellules d'adultes prêts à éclore. Pendant huit jours, elles restent constamment sur leur nid, sans s'en écarter. Le huitième jour, une chenille vivante leur est offerte. Elles s'en saisissent, la malaxent en rejetant les intestins, et la transforment en boulette. Une jeune guêpe femelle nouvellement éclose vient d'elle-même prendre sa part de la boulette à chacune des guêpes, et bientôt on les voit l'une et l'autre commencer à nourrir les larves.

Une des guêpes marquées est disséquée. On reconnaît en elle une femelle jeune à ovaires en voie de croissance.

Le 12 mars, se produit une sorte d'essaimage. Toutes les jeunes femelles nées sur les nids les abandonnent définitivement. Le soir même, on voit dans le voisinage se constituer un nouveau nid sur lequel se groupent cinq femelles. Le pédoncule seul étant constitué, les guêpes se rassemblent l'une près de l'autre en se tenant accrochées à la muraille.

Le 15 mars, on compte dix œufs dans les jeunes alvéoles du nid des cinq associées. Les guêpes vont et viennent librement au dehors. Le plus souvent, il en reste une en garde à la nidification; parfois le nid reste désert.

Le 20 mars, une seule guêpe est vue sur le nid; elle travaille aux alvéoles. On lui offre une petite chenille vivante. Elle s'en saisit aussitôt, l'emporte à quelque distance du nid, la malaxe en la vidant, puis revient au nid et transforme la provende en boulette alimentaire. On la voit ensuite parcourir chacun des alvéoles en présentant la nourriture. Mais aucune larve n'est encore éclose. La guêpe, après avoir malaxé à nouveau pour elle-même sa boulette, en rejette les restes au dehors. Son repas terminé, elle fait une nouvelle inspection des alvéoles, recherchant sans doute la sécrétion salivaire des larves qui n'existent pas encore.

Le 23 mars, le nombre des œufs du nid des cinq associées s'élève à une vingtaine. Une deuxième guêpe est vue en train de pondre dans des alvéoles formés latéralement du côté du pétiole. Cette guêpe est marquée à l'aile. Elle ne diffère point des autres par sa taille.

Le 28 mars, cette guêpe est vue revenant au nid avec une chenille en partie malaxée. Elle passe presque immédiatement sa boulette à une autre sans s'occuper à nourrir les larves. Les guêpes qui viennent de pondre passent donc à l'état de pourvoyeuses. La guêpe qui a reçu la boulette cherche à nourrir autour d'elle, mais, les alvéoles qu'elle visite ne contenant encore que des œufs, elle passe la boulette à une troisième guêpe qui nourrit quelques larves nouvellement écloses, et finalement rejette les restes de la boulette. Les trois guêpes qui sont sur le nid visitent à plusieurs reprises les alvéoles en cherchant à provoquer la sécrétion des larves.

Le 29, des larves de 3 millimètres environ sont vues dans les alvéoles de base. Le 2 avril, elles ont atteint 1 centimètre. Les cinq guêpes, y compris la guêpe marquée, les nourrissent activement, tantôt fonctionnant comme pourvoyeuses, tantôt comme nourricières. Après chaque apport d'aliment, elles exigent des larves, avec insistance et à plusieurs reprises, la sécrétion salivaire. Elles ne se partagent point par lots les différentes régions du nid, mais fournissent leurs soins à l'ensemble de l'élevage, sans posséder de territoires déterminés. Tous les jours, de nouveaux œufs sont pondus dans la partie terminale du nid. Le 3 avril, une des guêpes paraît avoir abandonné le nid, qui à ce moment est en pleine prospérité. Le 5, trois guêpes seulement, parmi lesquelles la guêpe marquée, sont vues sur le nid. On y compte à ce moment vingt-deux alvéoles.

Le 10 avril, il ne reste plus sur le nid qu'une seule guêpe. Toutes les autres, y compris la guêpe marquée, ont abandonné l'association.

Le 12 avril, la guêpe unique restante commence à détruire les œufs et les larves les plus jeunes pour nourrir les anciennes. Elle s'empare

de la substance de ces alvéoles pour accroître les loges des larves âgées.

Le 13 avril, il ne reste plus dans le nid que quatre larves jeunes et quatre larves de grande taille. Je place sur le nid une jeune femelle nouvellement éclose; l'ancienne la chasse immédiatement.

Le 14 avril, on ne compte plus au nid que *trois* grandes larves. Le 18, une d'entre elles forme son cocon. En quatre heures, la loge est fermée. Le 1er mai, une deuxième larve a filé son cocon. La guêpe fondatrice a abandonné définitivement le nid après avoir dévoré la troisième larve, et déposé deux œufs dans deux anciens alvéoles.

En résumé, cette association à cinq fondatrices n'a abouti, après un mois et demi de nidification au début prospère, puis abandonnée, qu'à l'élevage intégral de deux larves pouvant donner deux adultes.

Observation II. — Le 12 avril, au Dahomey, un nid de *B. junceus*, comptant une soixantaine d'individus, est transplanté au laboratoire après destruction de tous les adultes, sauf une vieille femelle.

Cette femelle reconnaît les lieux au dehors et revient à son nid. Un mâle éclôt. Le 13, la guêpe femelle commence à nourrir les larves anciennes et le mâle avec les œufs et les jeunes larves.

Le 15 avril, 2 mâles et 2 femelles sont éclos. La vieille femelle est détruite. Les mâles, nés le 15, restent sur le nid jusqu'au 20, puis l'abandonnent. Le 21, le nombre des femelles nées a beaucoup augmenté. Ces femelles jeunes se nourrissent et nourrissent les larves âgées avec les plus jeunes.

Le 23, beaucoup de larves âgées sont également détruites. Des émigrations se sont produites : *quatre* nids nouveaux sont en voie de formation aux alentours. Les femelles qui prennent part à ces nidifications reviennent chercher sur le nid ancien des matériaux et de la nourriture. Elles se jettent sur les femelles et les mâles demeurés au nid, cherchant à les en écarter. Bientôt le nid ancien est mis au pillage. Les mâles et les femelles s'emparent des larves et les dévorent.

Le 1er mai, les quatre nids nouveaux qui, formés par essaimage, comptent de deux à sept associées, possèdent de vingt à vingt-cinq loges. Sur l'ancien nid existent encore quelques femelles et des mâles qui n'ont pas encore émigré.

Le 5 mai, le nid transplanté est totalement abandonné. Trois des nids nouveaux sont détruits et les femelles disséquées. On trouve chez toutes des ovaires porteurs d'œufs.

Le 13 mai, trois autres nouveaux nids de deux à sept fondatrices associées sont découverts dans les alentours du nid primitif. Le 18 mai, un des nids d'essaimage à quatre associées qui compte vingt-cinq jours depuis le début de sa formation est examiné : il comprend trente-six alvéoles dont un fermé renfermant une larve ayant filé, et sept larves presque à terme de croissance. Les adultes disséqués sont quatre femelles aux ovaires bourrés d'œufs.

Un nid d'essaimage à sept fondatrices compte à la même époque le double de loges et cinq cellules fermées.

Un nid fondé par une guêpe ayant émigré solitairement compte le 18 mai *sept* alvéoles à larves dont une déjà fermée. Cette guêpe examinée montre des ovaires encore riches en ovules, dont six déjà très développés, mais aucun œuf mûr. La deuxième série de ponte n'est pas en état de maturité. Les pontes fonctionnent donc par séries, séparées par des intervalles qui sont d'au moins une quinzaine de jours.

Le 2 juin, deux guêpes adultes femelles éclosent du nid à sept associées. Il a donc fallu un peu plus d'un mois pour l'évolution complète de ces individus à partir de l'œuf.

OBSERVATIONS SUR DES NIDIFICATIONS DIVERSES SOLITAIRES OU ASSOCIÉES

Observation III. — Un nid de *B. junceus* est fondé à la fin de mars par une seule fondatrice. Le 2 avril, ce nid compte six œufs disposés dans des alvéoles en deux rangées de trois. Le 6, la fondatrice agrandit son nid d'un septième alvéole. Elle y pond un œuf le lendemain. Le 9 avril se produit la première éclosion. A partir du 11 avril, la guêpe fondatrice ne revient plus au nid qui est abandonné. Le 21 avril, le nid est examiné; il compte deux larves de 6 millimètres, deux de 3 millimètres, une larve morte et deux œufs non encore éclos.

Le 22, on constate l'éclosion de ces deux derniers œufs.

Cette observation est intéressante par la lenteur de l'éclosion des œufs. Elle montre que l'éclosion des œufs dans les cellules peut n'avoir lieu qu'au bout d'une quinzaine de jours.

Observation IV. — Un nid de solitaire, édifié vers le milieu de décembre au Dahomey, ne donne une première éclosion d'adulte que le 14 février. Il se compose à cette date de trois œufs, trois larves jeunes, cinq larves plus âgées. Ce nid est détruit quelques jours après par ses occupants. Cette observation établit qu'en saison sèche la durée d'évolution de l'œuf à l'adulte peut exiger près de deux mois.

Observation V. — Deux femelles associées, dont le nid se réduit encore au pédoncule avec un alvéole où aucun œuf n'a été déposé, sont tuées et examinées. Chez l'une on trouve deux œufs prêts à être pondus, et six à un état de maturité un peu moins avancé. Chez la seconde, on trouve un œuf à peu près mûr et six autres encore en voie de croissance. Le reste des ovaires renferme de nombreux ovules beaucoup plus jeunes.

On voit, par cette observation, que l'ovaire fonctionne chez les femelles par séries de six à huit œufs qui mûrissent à peu près en même temps et sont séparées des séries suivantes par des intervalles assez longs.

Observation VI. — Un nid de quatre associées compte vingt-neuf œufs et larves jeunes. A l'examen des femelles on trouve : une femelle porteuse d'œufs mûrs; deux dont les ovaires renferment des ovules encore assez loin de la maturité; une femelle à gaines réduites portant des ovules jeunes.

Observation VII. — Le 9 juin, un nid fondé par une solitaire donne naissance à une femelle de petite taille. La fondatrice, après l'éclosion de cet adulte, remanie entièrement son nid où elle pond à nouveau. Le 12, nouveau remaniement du nid avec destruction des œufs qui viennent d'être pondus. La jeune femelle reste sur le nid sans y prendre part. Le 20, la construction des alvéoles est reprise intégralement par la fondatrice. Le 26, on compte six alvéoles où la guêpe est vue déposant ses œufs. La jeune femelle, qui a l'aspect d'une ouvrière, va et vient au dehors, tandis que la fondatrice reste au nid. Elle fonctionne comme pourvoyeuse jusqu'au 12 juillet, apportant la nourriture à la fondatrice. A cette date, la jeune femelle tuée et examinée montre des ovaires encore très réduits, à ovules peu développés, mais des *spermatozoïdes dans le réceptacle séminal*. Après plus d'un mois, la guêpe est encore très loin de la maturité.

La fondatrice, après la destruction de son associée, reprend pendant quelques jours l'alimentation de ses larves. Le 1er août, elle disparaît sans revenir au nid qui, examiné le 3, se montre entièrement vide des larves qu'il contenait.

On voit, par cette observation, que les jeunes femelles, insuffisamment nourries et astreintes au travail, présentent un développement sexuel très ralenti qui tend à les transformer en asexuées.

B. — **Biologie des Icaria et des Polistes.**

1° Les Icaria. — *Nidifications.* — Les nidifications des *Icaria* sont aériennes, nues et sans involucre, comme celles des *Belonogaster* et des Polistes. Elles s'allongent linéairement au lieu de se présenter sous une forme globuleuse. Les cellules sont courtes, parallèles, formant un gâteau régulier comme chez les Vespides supérieurs (fig. 32). Mais il n'y a point encore de différenciation apparente dans les cellules qui donneront naissance aux différents sexes, ni constitution de cellules de réserve pour le miel comme chez les Polistes. Les guêpiers sont beaucoup plus populeux; ils comptent habituellement plusieurs centaines de cellules.

Les larves sont nourries à la becquée d'une pâtée nutritive

semblable à celle des *Belonogaster* et formée principalement encore de chenilles broyées. On observe de la part des femelles et des mâles la même avidité à se nourrir de la sécrétion salivaire produite après le repas sur la bouche des larves.

Les associations de femelles fondatrices paraissent fréquentes chez les *Icaria*. J'ai observé assez souvent trois à quatre femelles associées sur des nidifications récentes ne possédant pas encore de larves à un état avancé.

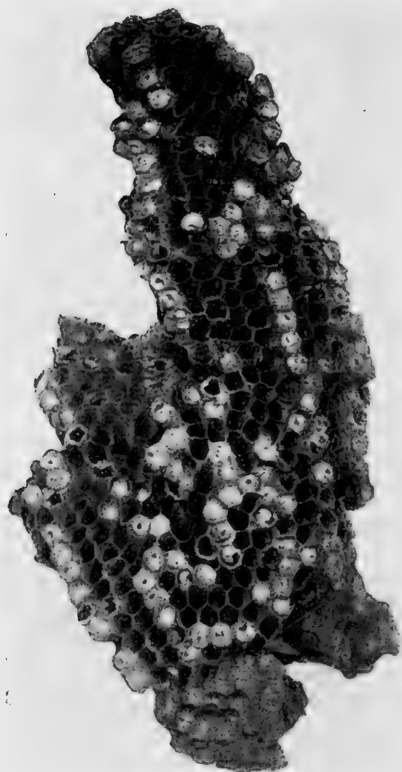


Fig. 32. — Nidification d'*Icaria cincta*. — Haute-Gambie. — Réd. 1/5 de la grandeur naturelle. — On remarquera les orifices pratiqués par les adultes aux cellules closes, pour la surveillance des nymphes.

Différenciation des femelles. — Polygynie. — Alors que l'existence d'ouvrières vraies infécondes paraît douteuse chez les *Belonogaster*, elle est certaine chez les *Icaria*. Il y a déjà, chez ces Vespides, différenciation de deux castes de femelles, les sexuées et les stériles. Ces dernières sont de taille un peu plus réduite que les femelles fécondes. En examinant au sortir du cocon l'état des ovaires des femelles et des ouvrières, on trouve que ces dernières ont des ovaires tout à fait réduits. La dimension des ovarioles chez des *Icaria cincta* nouvellement écloses s'est montrée environ dix fois plus réduite chez les ouvrières que chez les sexuées. De plus, les ovarioles des ouvrières ne sont que des culs-de-sac trachéifères sans ovules apparents. Par là, ces ouvrières se distinguent nettement des femelles jeunes à ovaires réduits observées chez les *Belonogaster*. Le nombre des ouvrières dans les nids transplantés que j'ai examinés s'est montré nettement inférieur à celui des femelles

à ovaires bien développés. Ainsi, dans un nid d'*Icaria guttatipennis*, sur six individus nouvellement éclos, je compte deux ouvrières et quatre femelles à ovaires bien développés. Dans un nid d'*Icaria guttatipennis*, sur sept individus, deux ouvrières et cinq femelles fécondes (1).

La polygynie est donc encore de règle chez les *Icaria*. Femelles fécondes et ouvrières ne se différencient pas au début dans leurs fonctions. Ce n'est guère que le surlendemain de leur naissance qu'elles commencent à donner des soins aux larves. Les femelles à ovaires bien développés s'en occupent comme les ouvrières. Il ne paraît pas y avoir de division du travail bien accusée dans les premiers jours.

Les mâles ne se rencontrent que dans les nids populeux. Ils ne restent sur le nid que pendant quelques jours, puis s'échappent au dehors. Pendant leur séjour sur le nid, ils sont nourris par les femelles et par les larves. Lorsqu'on supprime les femelles et les ouvrières d'un nid, on voit les mâles non nourris se saisir des larves et les dévorer, se comportant alors en vrais parasites.

Je n'ai point poussé plus loin l'étude biologique des *Icaria*, mais ces observations suffisent à montrer que les colonies de ces guêpes ne sont que d'un degré supérieures aux associations des *Belonogaster*. Ce sont encore des associations polygynes, mais dans lesquelles se sont déjà constitués des individus asexués, en petit nombre par rapport aux sexués et ne jouant sans doute encore qu'un rôle secondaire dans la nidification.

2º Les Polistes. — *Observations de Polistes marginalis*. — *Polygynie*. — Chez *Polistes marginalis*, j'ai pu faire, dans la Haute-Casamance, des observations assez analogues à celles qui concernent les *Icaria*. Sur cinq femelles âgées d'une semaine, je n'ai observé qu'une ouvrière à gaines stériles, pour quatre femelles à gaines ovariques bien développées. Chez une espèce indéterminée de Poliste du Moyen Dahomey, deux femelles d'un

(1) Ces observations sont à rapprocher de celles que du Buysson (1905) a pu faire chez les *Nectarinia* sud-américaines qui se rapprochent beaucoup, par leur genre de nidification, des *Icaria*. D'après les matériaux que cet auteur a eus sous les yeux, il a été amené à reconnaître chez les *Nectarinia* l'essaimage, c'est-à-dire les associations primitives pour la fondation des nids, et la présence de femelles fécondes porteuses d'œufs dans une proportion de 1/6 par rapport aux asexuées. La proportion est beaucoup plus forte chez nos *Icaria*.

jeune nid examinées au hasard, sur sept occupants du nid, ont montré toutes les deux des gaines ovariques renfermant des œufs mûrs. Il y a donc encore polygynie certaine, au moins chez quelques espèces de Polistes africains tropicaux. Il faut remarquer à ce sujet que von Ihering et Duke considèrent les Polistes sud-américains comme monogames au même titre que les Polistes européens.

De même que chez les *Belonogaster* et les *Icaria*, on peut observer, chez *Polistes marginalis*, que les jeunes femelles et les ouvrières nouvellement écloses, n'aident point habituellement à la construction des alvéoles. Dans les nids qui ne renferment pas de femelles prêtes à pondre, les cellules closes des nymphes ne sont jamais ouvertes par les jeunes femelles, lorsque, pour une cause quelconque, la nymphe qu'elles renfermaient a été détruite. Ce sont en effet les femelles en cours de ponte qui, pour y prendre les matériaux nécessaires à l'organisation de leurs alvéoles, ouvrent ces cellules et en évacuent le contenu en même temps qu'elles utilisent le carton qui en formait les parois.

La biologie des Polistes africains tropicaux du type de *P. marginalis* ne paraît pas différer fondamentalement de celle des *Icaria*. Cependant la constitution de cellules spéciales pour les différents sexes et l'élaboration de réserves de miel les placent indiscutablement dans un ordre social plus élevé. On observe également chez les Polistes l'avidité des différents sexes pour la sécrétion salivaire des larves.

CONCLUSIONS

I. — L'INTÉRÊT INDIVIDUEL ET LA FORMATION DES SOCIÉTÉS CHEZ LES VESPIDES PAR L'EXPLOITATION DES LARVES. ŒCOTROPHOBIOSE.

L'étude que nous venons de faire des Guêpes Solitaires et Sociales de l'Afrique tropicale, bien que limitée à un nombre relativement restreint de genres et d'espèces, nous a permis de tracer dans ses grandes lignes l'évolution générale de l'instinct éducateur chez les Vespides et de comprendre comment, c'est-à-dire sous quelles influences immédiates, a pu s'établir la vie sociale chez ces Hyménoptères.

Nous avons été amenés à concevoir, à l'encontre de ce qui était généralement admis jusqu'alors, que les procédés éducateurs des guêpes sociales, qui ne paralysent pas leurs proies, mais les tuent et les malaxent avec leurs mandibules pour les servir en pâture, directement aux larves, au fur et à mesure des besoins de ces dernières, ne se sont pas immédiatement différenciés sous cette forme. Les procédés éducateurs directs qui caractérisent ces guêpes doivent être considérés comme dérivant secondairement des procédés paralysants habituels des Guêpes Solitaires à la suite d'une évolution particulière de l'instinct nourricier commandée par l'intérêt individuel. Les étapes diverses de cette évolution, qui aboutit à la genèse de la vie sociale par l'exploitation trophobiotique des larves, nous sont retracées chez un certain nombre de guêpes solitaires.

Dans une première période de son évolution, dont les Sphégides et les Pompilides paraissent seuls conserver la trace, l'instinct s'est différencié dans le sens paralyseur pour aboutir à l'approvisionnement accéléré, en permettant aux larves une alimentation *vivante*. Le venin et l'aiguillon sont les instruments essentiels de l'éducation larvaire. Dans ce mode éducateur, la mère n'a aucun commerce avec sa larve et ignore tout de sa destinée.

Dans une deuxième période d'évolution, dont les phases diverses nous sont conservées chez différentes Euménides de l'Afrique tropicale, nous voyons cet instinct, partant du procédé de l'approvisionnement en masse avec proies vivantes paralysées, s'élever, par des transitions ménagées, jusqu'au mode supérieur de l'approvisionnement au jour le jour régulier. L'œuf éclôt et la mère commence à suivre la croissance de la larve. Les proies, toujours vivantes et paralysées à l'aiguillon, sont fournies directement à celle-ci au fur et à mesure de sa croissance et de ses besoins. La guêpe alors prend contact intime avec sa larve, la connaît et la suit jusqu'au moment où elle cesse de s'alimenter.

Bientôt, le mode éducateur se simplifie et se précise, à l'avantage direct des deux parties. L'aiguillon n'intervient plus pour réduire les victimes. Le venin, quoique toujours doué de propriétés paralysantes actives, est utilisé uniquement pour la défense. La proie qui ne doit plus être conservée vivante, puis-

qu'elle est immédiatement consommée, est apportée, broyée et déposée sur la larve, à portée de la bouche. La guêpe-mère profitera ainsi pour elle-même d'une partie de la provende. Ce changement de mode alimentaire va entraîner des modifications dans la conformation de la bouche des larves : réduction de l'appareil broyeur, constitution d'un atrium buccal pour la réception de la pâtée tel qu'on l'observe chez les larves des guêpes sociales (fig. 33, E). La sécrétion salivaire exagérée va tendre à se

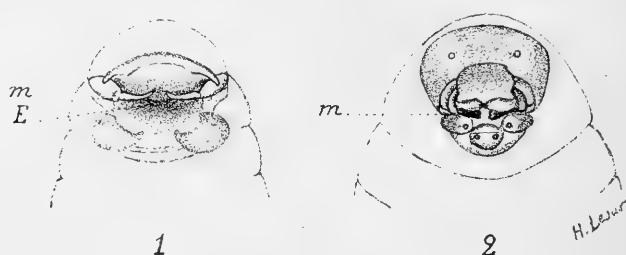


Fig. 33. — Structure comparée de la tête et de la région buccale chez une larve de guêpe solitaire (*Synagris*, fig. 2), et chez une larve de guêpe sociale (*Belonogaster*, fig. 1). On remarquera dans le type social, adapté à l'alimentation broyée directe, la réduction de l'appareil masticateur et la transformation de la bouche en un entonnoir, ou atrium, destiné à la réception de la pâtée et du liquide salivaire. — 1, Tête d'une larve de Belonogaster, vue antérieurement ; 2, tête d'une larve de Synagris calida ; E, entonnoir buccal ; *m*, mandibules. — × 8.

déverser au dehors ; celle-ci constituera dès lors pour la mère l'objet d'une recherche particulière.

En même temps, utilisant les loisirs que lui laisse l'éducation ralentie de son unique progéniture, la tendance s'établit chez la guêpe-mère, sous la pression de la ponte, à l'éducation simultanée de plusieurs larves. Les efforts nécessités par la multiplicité des élevages seront compensés par un avantage immédiat qui en résultera pour la guêpe-mère. La sécrétion salivaire abondante produite par les larves dirigera désormais ses efforts dans un sens trophobiotique. L'attrait de cette sécrétion, qui est évident chez les Guêpes Sociales, va devenir, en même temps, le principal facteur du groupement des guêpes en sociétés aux fins d'une exploitation rationnelle des larves. L'origine de ces groupements sociaux doit être cherchée, comme nous allons le voir, dans le maintien au nid des jeunes nouvellement éclos ; il s'établit ainsi une vie d'échanges nourriciers réciproques entre les guêpes et leur descendance (*œcotrophobiose*).

II. — LES ASSOCIATIONS FILIALES, FACTEUR ORIGINEL DE LA VIE SOCIALE CHEZ LES VESPIDES. ŒCOCŒNOBIOSE.

La plupart des auteurs ont admis comme facteur originel de la vie sociale chez les Hyménoptères les groupements ou associations coloniales de guêpes ou d'abeilles solitaires (cœnobiose). De telles associations ont été observées principalement chez les Hyménoptères mellifères, dans les genres *Chalicodoma*, *Osmia*, *Anthophora*, *Xylocopa*, *Halictus*, etc. Elles sont habituellement envisagées dans les systèmes de Verhoeff, de Buttel-Reepen, etc., comme des étapes fondamentales aux groupements sociaux des bourdons et des abeilles. Ces associations comportent, tantôt le groupement des nids d'un plus ou moins grand nombre d'abeilles solitaires nidifiantes, sur le même emplacement, avec établissement possible de galeries ou d'entrées communes; tantôt la réunion dans le même abri hivernal de plusieurs femelles solitaires d'une même espèce (*Xylocopa*, *Halictus*).

Chez les Guêpes Solitaires, de semblables associations ont été observées également, en particulier chez les Fouisseuses. Les colonies des *Cerceris*, des *Philanthes*, des *Sphex*, des *Pompiles*, et surtout des *Bembex*, sont bien connues. Dans toutes ces associations, la nidification se poursuit d'une façon parfaitement indépendante pour chaque guêpe. Il n'y a point, en général, de mise en commun du travail éducateur, mais le plus souvent une simple réunion des nids sur le même emplacement.

Un caractère plus important pour la compréhension du déterminisme de la vie sociale chez les insectes, nous paraît être celui sur lequel Verhoeff, chez certaines espèces de *Halictus*, a attiré l'attention. Dans le nid du *Halictus quadristrigatus*, certaines mères voient éclore leurs jeunes par suite du ralentissement de leurs soins nourriciers. Si ces jeunes femelles, au lieu de s'écarter pour nidifier ailleurs, restent attachées au nid originel pour y établir à leur tour leurs propres élevages, on conçoit qu'un grand pas aura été réalisé dans la genèse de la vie collective. Or, il nous apparaît bien que chez les Vespides ce sont ces *associations filiales* déterminées par le maintien au

nid des jeunes femelles nouvellement écloses qui ont effectivement joué le rôle le plus important dans la formation des sociétés.

Chez la plupart des Guêpes Solitaires africaines que nous avons étudiées, le rythme de la ponte, dont les différentes périodes partielles sont séparées par des intervalles prolongés, permet l'éclosion des premiers adultes avant l'achèvement des travaux nidificateurs par la mère. Nous avons vu que chez les Synagris on observe souvent l'éclosion des jeunes dans les premières loges, alors que la femelle organise encore un récent élevage. Chez *Rhynchium anceps*, *Odynerus tropicalis*, il doit en être certainement de même, étant données d'une part, la lenteur de la nidification qui dure toujours plusieurs mois, et, d'autre part, la marche assez rapide du développement des nymphes. Les nouveaux adultes issus d'un nid où leur mère travaille encore ne s'associent cependant pas à son travail. Tout au plus ont-ils des tendances à organiser leur nid plus tard à côté ou sur le même emplacement que celui de leur parent. Ainsi s'expliqueraient ces associations de nids que j'ai signalées pour les *Synagris sicheliana* au Congo; peut-être aussi l'utilisation des nids abandonnés qui est si fréquente chez le *Rhynchium anceps* est-elle pratiquée habituellement par le descendant d'un de ces nids.

Quoi qu'il en soit, chez les solitaires, il ne semble jamais y avoir participation directe des guêpes-filles à la nidification maternelle. Il faudra, pour que cet instinct d'association immédiate prenne naissance, que les jeunes adultes, au sortir de leur cellule, trouvent sur place, au nid même, les éléments de leur nourriture. La sécrétion salivaire des larves, d'une part, l'apport de proies par la femelle de l'autre, vont être les principaux éléments du maintien des jeunes sur le nid, origine de la collaboration filiale ultérieure des femelles à la tâche éducatrice commencée par leur mère.

Ce sont de telles associations filiales qui, pour nous, constituent l'origine des sociétés chez les Vespides. Chez les *Belonogaster*, malgré des tendances indiscutables aux associations directes entre femelles issues ou non de nids différents, la fondation des nids par des femelles isolées reste fondamen-

tale. On peut alors parfaitement assister à la genèse directe des premiers groupements sociaux, au moment de l'éclosion des guêpes-filles. Ces guêpes, pendant les premiers jours, ne quittent pas le nid et, dès leur éclosion, exploitent à outrance la sécrétion des larves.

L'association d'une guêpe étrangère venue du dehors au nid d'une femelle solitaire est toujours difficile. Nous avons vu quelles précautions ces futures associées étaient obligées de prendre pour se faire admettre au nid de la femelle fondatrice : une approche lente et patiente qui dure plusieurs jours. Au contraire, de jeunes femelles issues du même nid s'associent sans difficultés entre elles au moment des essaimages.

Dans la très grande majorité des cas, les associations de fondatrices observées chez les *Icaria* et les *Belonogaster* nous paraissent constituées par des guêpes-filles issues du même nid. La fondation des sociétés par des femelles solitaires étrangères l'une à l'autre nous semble, au contraire, jouer un rôle tout à fait effacé chez les Vespides, et ce n'est point dans les groupements ou *colonies* de guêpes solitaires étrangères qu'il faut chercher l'origine primitive vraie de la vie sociale chez les insectes, mais bien dans les associations filiales, comme l'a entrevu Verhoeff. A l'origine, les groupements sociaux des Vespides nous apparaissent comme des groupements familiaux. On peut donner le nom d'*œcocœnobiose* à cette vie en commun familiale d'où procèdent les sociétés.

III. — LA POLYGYNIE, CARACTÈRE PRIMITIF DES SOCIÉTÉS DE GUÊPES.

Tandis que pour von Ihering les sociétés polygynes des Vespides doivent être considérées comme primitives, pour Buttel-Reepen ce sont au contraire les groupements monogynes qui sont les plus rapprochés du type ancestral. Avec Reuter, je tiens la conception de von Ihering pour la plus exacte.

Nous avons vu que les groupements des *Belonogaster* qui, à tous égards, doivent être considérés comme les plus primitives des Guêpes Sociales actuellement connues, sont des associations peu cohérentes encore de femelles fécondes, susceptibles de

nidification indépendante. Lorsqu'elles nidifient solitairement, nous avons vu ces femelles réduire leurs élevages, lorsque la saison devient défavorable, jusqu'à l'éducation d'une seule et unique larve à la fois, manifestant ainsi leur ancien attachement au mode éducateur classique des Guêpes Solitaires (1). Le maintien sur le nid des jeunes femelles apporte immédiatement une activité plus grande à la nidification. Mais la division du travail n'est pas encore établie bien nettement chez les *Belonogaster*, et la constitution des castes n'est encore qu'ébauchée. Les jeunes femelles, astreintes d'une façon précoce au travail éducateur, si la saison est défavorable travaillent à l'excès et se nourrissent mal. Le développement de leurs ovaires est alors très ralenti. Quoique fécondées, elles n'acquièrent que tardivement la possibilité de se reproduire. Pendant tout ce temps, elles assistent la nidification des femelles mûres. Ainsi s'est constituée à l'origine la caste des ouvrières chez les Vespides : des femelles fécondes mais dont le développement sexuel est ralenti par l'excès de travail et l'insuffisance de nourriture, qui, ne nidifiant pas encore pour elles-mêmes, s'utilisent au labeur commun.

Les groupements des *Belonogaster* peuvent être considérés comme le type des groupements polygynes, dont von Ihering a montré la fréquence chez les Guèpes Sociales des régions chaudes et le maintien pérenne possible, sous l'influence des circonstances climatériques qui permettent la nidification toute l'année.

Les groupements polygynes des Vespides sociaux doivent être conçus comme la résultante d'une imperfection encore primitive dans la différenciation des castes, la division du travail et l'organisation des sociétés. Ces groupements, qui ne sont pas réglés suivant un cycle annuel parce que la nidification peut s'effectuer toute l'année, ne se sont maintenus que dans les régions chaudes, précisément pour cette raison. Dans les

(1) Chez certains Hyménoptères sociaux, on a constaté le retour à la vie solitaire sous les influences climatériques, par suppression des ouvrières. Ainsi, en Norvège, Sparre-Schneider a observé le maintien de la nidification solitaire chez certains bourdons; Schultz, au Para, a vu l'*Euglossa cordata* nidifier solitairement en n'édifiant que trois cellules. La réduction de la nidification chez les *Belonogaster* est infiniment plus marquée, les larves étant élevées une à une. C'est le retour le plus typique aux procédés solitaires.

régions froides, ont seuls pu subsister les groupements monogynes, qui sont réglés annuellement sur le climat d'une manière très étroite. La différenciation des castes de femelles avec la division du travail étant poussée, dans ces sociétés, presque aussi loin que chez les abeilles, la polygynie ne s'y manifeste plus qu'à la fin de l'été, à l'époque qui précède l'hibernation. Pendant tout le printemps et l'été, c'est une seule femelle féconde qui assure normalement la reproduction des guêpes, les autres femelles, astreintes à un labeur et à une activité excessifs, restent stériles plus ou moins complètement. Les jeunes femelles qui éclosent à la fin de la saison, lorsque le guêpier va être détruit, ne participeront point à l'accroissement de la colonie. Celle-ci étant dissoute pour l'hiver, elles hibernent sans avoir utilisé les ressources de leurs ovaires. Ce sont elles qui, au printemps, iront individuellement fonder de nouveaux nids.

Ainsi les influences du climat paraissent avoir agi d'une façon considérable sur l'évolution même des sociétés chez les Vespides. L'évolution sociale des Vespides est d'ailleurs très ancienne, puisqu'elle se révèle déjà comme un fait accompli à l'Oligocène et au Miocène. Il est probable qu'à l'époque tertiaire, où les saisons n'étaient pas différenciées avec la rigueur actuelle dans les zones extratropicales, les sociétés polygynes y existaient seules.

Les limites annuelles apportées dans les régions froides à l'existence des sociétés monogynes, les plus différenciées que connaissent les Vespides, sont une conséquence même des principes individualistes qui régissent entièrement les sociétés de ces Hyménoptères. Lorsqu'à la fin de la saison chaude, l'exploitation des larves devient difficile, par suite de la rareté plus grande de la provende, le déséquilibre s'établit entre les efforts nécessités pour l'éducation des larves et les avantages que les guêpes en retirent. Alors, suivant la grande loi que nous avons vu se manifester déjà chez les *Belonogaster*, a lieu le massacre général des larves qui se produit en octobre chez les guêpes de nos régions, d'après les observations des auteurs.

Les larves, précédemment si choyées pour l'exploitation de leur sécrétion salivaire, sont utilisées intégralement en vue de l'alimentation de la population adulte du guêpier. Elles devien-

nent alors, comme l'a compris Marchal, la réserve alimentaire qui permettra aux jeunes femelles d'affronter l'hiver, restituant ainsi plus directement encore, à la colonie tous les soins qu'elles en ont reçus.

RÉSUMÉ

COMPARAISON DE L'ÉVOLUTION SOCIALE CHEZ LES VESPIDES ET LES AUTRES HYMÉNOPTÈRES SOCIAUX.

Ainsi l'évolution sociale des Vespides nous apparaît comme conditionnée tout entière par l'intérêt individuel et la trophobiose. Au fur et à mesure que se précisent et se concentrent autour du produit les actes qui permettent son développement, celui-ci, qui devient une source plus directe d'avantages pour les femelles, est exploité par elles. Les sociétés de Vespides sont des sociétés trophobiotiques liées à l'exploitation des larves. Elles tendent vers la production maxima, dans un but individualiste, de ces dernières. L'amour maternel des guèpes qui se traduit par les soins si parfaits qu'elles dispensent à leurs jeunes en les nourrissant à la becquée, à la manière des oiseaux, ne diffère pas au fond, pour nous, dans son essence, des sentiments que professent les fourmis pour les pucerons et les cochenilles, qu'elles cultivent en exploitant leurs sécrétions. La vie en commun des guèpes avec leurs larves ne représente, en somme, qu'un cas particulier de ces phénomènes de culture dans un but nourricier, dont la vie des insectes sociaux nous offre de nombreux exemples. Cette symbiose familiale peut être distinguée sous le terme spécial d'*œcotrophobiose.*

L'organisation des guèpes en sociétés sous des influences œcotrophobiotiques ne paraît pas leur être spéciale. Il serait imprudent de généraliser les notions auxquelles nous sommes parvenus par l'étude de ces insectes, aux autres groupements sociaux d'Hyménoptères. Cependant, bien que les facteurs initiaux de la vie sociale chez les termites ou les fourmis ne soient guère connus, il est probable qu'ils relèvent de principes directeurs individualistes de même ordre que ceux qui sont

manifestes chez les guêpes. Le *léchage* des œufs et des larves par les ouvrières est constant chez les fourmis. Chez les termites, d'après Bugnion (1914) les œufs, au sortir du corps de la reine, baignent dans une nappe liquide qui est immédiatement *léchée* par les ouvriers. Ce léchage est indispensable à l'éclosion des œufs. La reine d'autre part reçoit en retour, des ouvriers, une quantité considérable de sécrétion salivaire qui constitue, avec des éléments mycéliens, le fond de son alimentation. On voit donc ici reparaître des phénomènes œcotrophobiotiques, comparables à ceux des Vespides.

Chez les Mellifères, on peut considérer avec la plupart des auteurs en particulier Verhoeff, Buttel-Reepen, etc., que la vie sociale a pu procéder de ces tendances au groupement entre femelles solitaires, observées soit pour la nidification (Chalicodomes, Osmies, Anthophores), soit pour l'hibernation (Xylocopes, Halictus). Les causes premières de ces groupements ne sont d'ailleurs pas connues. On peut seulement constater quelques-uns des avantages qui en résultent et prévoir par là des associations ultérieures plus étroites. En tout cas, le culte trophobiotique des larves semble indépendant de ces manifestations sociales, puisque, chez les Méliponides, abeilles sans aiguillons sud-américaines, les ouvrières, d'après les recherches de Drury, de von Ihering, etc., ne nourrissent point directement leurs jeunes, mais les enclosent dans les cellules avec des provisions.

Si l'on étudie, en mettant en commun les données fournies par la biologie et celles de la morphologie, les différents groupes d'Hyménoptères, mellifères ou prédateurs, on peut reconnaître deux directions d'évolution vers la vie sociale différentes, suivant le régime alimentaire auquel se sont adaptées les larves d'après leur mode éducateur. On sait que les Hyménoptères prédateurs et mellifères peuvent être groupés, d'après leurs affinités morphologiques, en deux groupes ou phylums distincts, dont les affinités l'un avec l'autre sont discutables et dont l'ancêtre commun n'apparaît pas nettement, encore que certains auteurs, comme Verhoeff, y reconnaissent des formes apparentées aux *Trypoxylon*. Handlirsch (1906) réunit dans l'un de ces phylums, celui des *Vespiformia*, les Pompilides et les Vespides, tandis que

dans le second, celui des *Sphegiformia*, il associe les Apides et les Sphégides. En partant de cette base, on peut tracer, d'après le graphique ci-après, les deux directions d'évolution sociale manifestées dans l'ensemble des deux groupes.

Le rameau des *Vespiformia* d'Handlirsch, qui réunit les Vespides et les Pompilides d'après les affinités morphologiques, se montre à nous comme ayant biologiquement évolué dans deux directions, suivant le régime alimentaire offert aux larves et l'intervention ou non du venin dans le système éducateur :

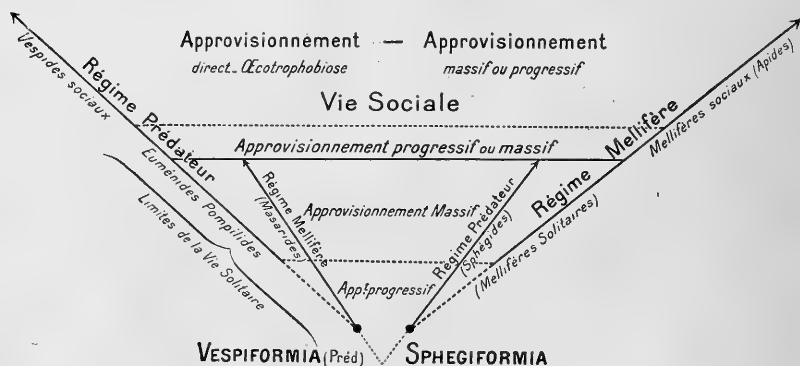


Fig. 34.

d'une part, le régime *mellifère* qui caractérise l'évolution suivie par les guêpes non paralysantes (*Masarides*) et n'a pas dépassé le stade de l'approvisionnement massif et la vie solitaire ; d'autre part, le régime *prédateur*, caractéristique des paralyseurs, Pompilides et Euménides, et qui, par ces derniers, a franchi les limites de l'approvisionnement massif pour s'élever, par la nutrition directe et la trophobiose, à la vie sociale des Vespides.

Le rameau des *Sphegiformia*, qui réunit les Sphégides et les Apides, nous montre deux directions d'évolution inverses. Les formes prédatrices, nourrissant leurs larves de provende animale, évoluant vers le type paralysant, n'ont pas dépassé avec les *Sphégides* le stade de l'approvisionnement massif et la vie solitaire. Les formes *mellifères*, au contraire, non paralysantes et qui nourrissent leurs larves de provende végétale, ont seules dépassé le régime solitaire et évolué vers la vie sociale tout à fait supérieure.

Ainsi, chez les *Vespiformia*, les *mellifères*, non paralyseurs, n'ont point été admis à l'organisation des sociétés, tandis que chez les *Sphegiformia* ce sont ces formes seules qui ont évolué dans le sens supérieur.

Il serait prématuré de fournir actuellement une explication formelle à ces directions d'évolution. Au moins nous semble-t-il assez logique d'entrevoir que si, chez les Masarides, la trophobiose ne s'est pas établie avec les larves, comme origine de la vie sociale, c'est peut-être parce que le régime alimentaire végétarien auquel se sont adaptés les adultes, et auquel ils ont accoutumé leurs larves, n'a point suscité, d'une part, le développement chez celles-ci d'une sécrétion salivaire anormale, de l'autre, le besoin de cette sécrétion chez les adultes. Chez les *Sphegiformia*, ce raisonnement ne peut plus être poursuivi, puisque, comme nous l'avons vu, ces Hyménoptères ont évolué vers le type social sous des influences individualistes apparemment différentes. Quant à l'adaptation des larves à un régime végétarien, chez les formes mellifères, en général, elle tire sans doute son origine maîtresse d'une inaptitude essentielle de l'appareil venimeux à la conservation des proies.

L'étude des formes tropicales au point de vue biologique est appelée sans doute à préciser bien des problèmes encore obscurs de la vie sociale chez les Insectes. Nous espérons que des recherches futures, orientées suivant la voie que nous venons d'exposer, fourniront à notre travail, que nous ne pouvons considérer que comme une ébauche, bien des compléments nécessaires.

BIBLIOGRAPHIE

1904. Adlerz (G.), Utvecklingen av ett Polistes-samhälle. *Ent. Tidskr.*, XXV, 1904, p. 97.
1909. Id., Nya iakttagelser över Ammophila (Miscus) campestris. *Ent. Tidskr.*, XXX, 1909, p. 163.
1883. André, Les Guêpes, in Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie, t. II, 1883.
1916-*a*. Bequaert (J.), Un Odynerus nouveau de l'Afrique occidentale. *Bull. Soc. Ent. France*, n° 3, 1916.
1916-*b*. Sur deux Braconides nouveaux de l'Afrique occidentale. *Bull. Soc. Ent. France*, n° 4, 1916.
1882. Brehm, Les Insectes. Edition française, par J. Künckel d'Herculais. Paris. Baillière, 1882.
— Bohn (G.), La naissance de l'intelligence. *Bibl. de philosophie scientifique*. Paris, E. Flammarion.
1900. Bouvier (E.-L.), Les habitudes des Bembex (Monographie biologique). *L'Année psychologique*, 1900.
1910. Brauns (H.), Biologisches über südafrikanische Hymenopteren. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.*, VI, n° 2, 15 nov. 1910, p. 384.
— Id., *Ibid.*, XII, 29 déc. 1910, p. 445.
1911. Id., *Ibid.*, vol. VII, I, 29 janvier 1911, p. 16.
— Id., *Ibid.*, vol. VII, III, 31 mars 1911, p. 90.
— Id., *Ibid.*, vol. VII, IV, 29 avril 1911, p. 117.
— Id., *Ibid.*, vol. VII, VII-VIII, 15 août 1911, p. 238.
1913. Id., Biologie sudafrikanischer Apiden. *Ibid.*, vol. IX, 1913, p. 116.
1901. Brèthes (F.-J.), Notes biologiques sur trois Hyménoptères de Buenos-Ayres. *Rev. Mus. de la Plata*, 1901.
1914. Bugnion (E.). La Biologie des Termites de Ceylan. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, n° 4, 1914.
1903. Buttel-Reepen (H.), Die Phylogenetische Entstehung des Bienenstaates sowie Mitteilungen zur Biologie der solitären und sozialen Apiden. *Biol. Centralbl.*, XXIII, 1903.
1907. Id., Zur Psychobiologie der Hummeln. *Biol. Centralbl.*, XXVII, 1907, p. 579.
1903. Buysson (R. du), Monographie des Guêpes ou Vespa. *Ann. Soc. Ent. de France*, LXXII, 1903, p. 260. — *Ibid.*, LXXIV, 1905, p. 485.
— Id., Monographie des Vespides du genre Nectarinia. *Ann. Soc. Ent. de France*, LXXIV, 1905, p. 537.
1909. Id., Monographie des Vespides du genre Belonogaster. *Ann. Soc. Ent. de France*, LXXVIII, 1909, p. 199.
1896. Chretien (P.), Nouvelles observations sur les Hyménoptères ravisseurs de chenilles. *Bull. Soc. Ent. de France*, 9 déc. 1896.
1902. Dalla Torre (K. W.), Interessante Nestlangen von Odynerus parietum (4) und Anthidium oblongatum stat. *Wien. Ent. Zeit.*, XXI, 1902, p. 21.

1903. Ducke, Biologische Notizen über einige sudamer. Hymenoptera. *Allg. Zeitschr. f. Ent.*, VIII, 1903, p. 368.
1905. Id., Biol. Notizen über einige sudamerikanische Hymenoptera. *Zeitschr. Wiss Insektenbiologie*, I, 1905, p. 175.
1904-06. Id., Sobre as Vespidas sociaes do Para. *Bol do Musen Goeldi* (*Museu Paraense*) de *Hist. Nat. e Ethnogr.*, t. IV, 1904-06, p. 317 et 632.
1906. Id., Biol. Notizen über einige südamerik. Hymenoptera. *Zeitschr. Wiss. Insektenbiol.*, II, 1906, p. 17.
1911. Id., Revision des Guêpes Sociales polygames d'Amérique. *Ann. Hist. nat. Mus. nat. Hung.*, II, 1911, p. 449.
1894. Emery, Ueber Entstehung des Soziallebens bei Hymenopteren. *Biol. Centralbl.*, XIV, 1894, p. 21.
1897. Id., Neuere Untersuchungen über das Leben der Wespen. *Biol. Centralbl.*, XVII, 1897, p. 267.
1879. Fabre (J.-H.), Souvenirs entomologiques, I-X. Paris, 1879.
1882. Id., Nouveaux Souvenirs entomologiques. Paris, 1882.
1890. Id., Souvenirs entomologiques, 3e série. Paris, 1890.
1891. Id., Souvenirs entomologiques. Paris, 1891.
1894. Id., Souvenirs entomologiques, 1re série, 1894.
1890. Ferton (Ch.), L'évolution de l'Instinct chez les Hyménoptères. *Revue scientifique*, XLIV, n° 16. Paris, 1890.
1895. Id., Observations sur l'instinct de quelques Hyménoptères du genre Odynerus. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, XLVIII, 1895.
1901-1914. Id., Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces. *Ann. Soc. Entom. de France*, LXX, 1901, p. 83; II, *Ibid.*, LXXI, 1902, p. 499; III, *Ibid.*, LXXIV, 1905, p. 58; IV, *Ibid.*, LXXVIII, 1908; V, *Ibid.*, LXXVIII, 1909, p. 401; VI, *Ibid.*, LXXIX, 1910, p. 145; VII, *Ibid.*, LXXX, 1911, p. 351; VIII, *Ibid.*, LXXXIII, 1914.
1912. Id., Hyménoptères nouveaux d'Algérie et observations sur l'instinct d'une espèce. *Bull. Soc. Ent. de France*, 1912, p. 186.
1888. Friese, Beiträge zur Biol. der solitären Blumenwespen. *Zool. Jahrb. Syst. Geogr. Biol.*, III, 1888.
1903. Id., Ueber eine Koloniebildung bei der Mortelbiene (Hym.) Chalicodoma muraria Retz. *Allg. Zeitschr. f. Ent.*, VIII, 1903.
1871. Giraud (J.), Notes sur les mœurs du Ceramius lusitanicus Kl. *Ann. Soc. Ent. de France*, I, 1871, p. 375.
1891. Gribodo, *Bull. Soc. Ent. Italienne*, XXIII, 1891, p. 280.
1904. Grunberg (K.), Résumé allemand de H. v. Ihering : Die Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens. *Biol. Centralbl.*, XXIV, 1904, p. 7.
1887-95. Handlirsch (A.), Monographie der mit Nysson und Bembex verwandten Grabwespen. *Sitzungsber. Akad. Wien.*, 1887-95.
— Id. Nachtrag und Schlusswort zur Monog. der mit Nysson und Bembex verwandten Grabwespen. *Ibid.*, CIV, VIII, p. 801-1079.
1906. Id., Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen, Leipzig, 1906-08.
1899. Höppner, Zur biolog. Nordwestdeutsch. Hymenopteren. *Zeitschr. f. Ent.*, IV, 1899.
1901. Id., Weitere Beiträge zur Biol. Nordwestdeutsch. Hymenopt. *Allg. Zeitschr. f. Ent.*, VI, 1901; *Ibid.*, VIII, 1903.
1915. Hubert (H.), Sur les climats de l'Afrique occidentale. *C. R. Acad. sciences*, t. CLXI, 9 août 1915, p. 142.
1892. Hudson (G.), The naturalist in la Plata, 1892.
1896. Ihering (H. von), Zur Biologie der socialen Wespen Brasiliens. *Zool. Anz.*, XIX, 1896, p. 447.

1903. Id., Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens. *Zool. Jahrb. Syst.*, XIX, 1903.
1912. Id., Zur Biol. der brasilianischen Meliponiden. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.*, VIII, 1912.
1903. Ihering (R. von), Zur Frage nach dem Ursprung der Staatenbildung bei der Sozialen Hymenopteren. *Zool. Anzeig.* XXVII, 1903, p. 113.
— Id., Biolog. Beobachtungen an brasilianischen Bombus Nestern. *Allg. Zeitschr. f. Ent.*, VIII, 1903.
1895. Janet, Sur les nids de la *Vespa crabro*. L. Ordre d'apparition des alvéoles. *C. R. Acad. Sciences*, Paris, CXX, 1895.
1896. Id., Études sur les Fourmis, les Abeilles et les Guêpes. — IX. Sur *Vespa crabro*; Histoire d'un nid depuis son origine. *Mém. Soc. Zool. de France*, XIII, 1895.
— Id., Les Fourmis. *Bull. Soc. Zool. de France*, XXI, 1896.
1903. Id., Observations sur les Guêpes. Paris, Carré et Naud, 1903.
1895. Id., Études sur les Fourmis, les Abeilles et les Guêpes. — X. Sur *Vespa media*, *V. silvestris* et *V. saxonica*. *Mém. Soc. Acad. de l'Oise*, XVI, 1895.
1836. Lepeletier de Saint-Fargeau, Histoire naturelle des Insectes Hyménoptères, t. I, Paris, 1836.
1911. Malyshev (S.-J.), Zur Biologie von Odynerus-Arten und ihrer Parasiten. *Hor. Soc. Ent. Ross.*, XL, n° 2, 1911 (en russe; résumé en allemand).
1887. Marchal (P.), Études sur l'instinct du *Cerceris ornata*. *Arch. Zool. exp.*, 1887.
1892. Id., Études sur l'instinct de l'*Ammophila affinis*. *Arch. Zool. exp.*, X, 1892.
1893. Id., Observations sur les Crabronides. *Ann. Soc. Ent. de France*, LXII, 1893.
— Id., Remarque sur les Bembex. *Ann. Soc. Ent. de France*, LXII, 1893.
1894. Id., La Vie des guêpes. *Revue scientifique*, I, 1894.
1896. Id., La reproduction et l'évolution des guêpes sociales. *Arch. Zool. exp.*, IV, 1896.
— Id., Observations sur les Polistes. Cellule primitive et première cellule du nid. Provision de miel. Association de reines fondatrices. *Bull. Soc. Zool. de France*, XXI, 1896.
1909. Id., La ponte des Aphelinus et l'intérêt individuel dans les actes liés à la conservation de l'espèce. *C. R. Acad. Sciences*, 3 mai 1909.
1901. Nielsen, Biol. Studien über einige Grabwespen und solitäre Bienen. *Allg. Zeitschr. f. Ent.*, VI, 1901.
1898. Peckham (G. et E.), On the Instincts and Habits of the Solitary Wasps. *Wiscons. Geol. Nat. Hist. Surgery*, Bull. n° 2, scient. ser. I. Madison Wis., 1898.
1742. Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, t. VI, 1742.
1913. Reuter, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten. Berlin, Friedländer et Sohn, 1913.
1908. Roubaud (E.), Recherches sur la biologie des guêpes solitaires d'Afrique du genre Synagris. *C. R. Acad. Sciences*, n° 16, 1908.
1910. Id., Recherches sur la biologie des Synagris. Évolution de l'instinct chez les Guêpes Solitaires. *Ann. Soc. Ent. de France*, LXXIX, 1910.
— Id., Aperçus biologiques sur les Guêpes Sociales d'Afrique des genres Icaria et Belonogaster. *C. R. Acad. Sciences*, 1910.
1911. Id., Recherches biologiques sur les Guêpes Solitaires d'Afrique. *C. R. Acad. Sciences*, 1911.
1911. Id., Évolution et histoire des Tachinaires du genre Roubaudia, para-

sites des Vespides sociaux des genres Icaria et Belonogaster. *C. R. Acad. Sciences*, 1911.
1913. Id., Recherches sur les Auchmeromyies. *Bull. scient. du Nord de la France et de la Belgique*, 3e série, t. XLVII, 24 juin 1913.
1915. Id., Les Muscides à larves piqueuses et suceuses de sang. *C. R. Soc. Biol.*, 6 mars 1915.
1873. Rouget, Sur les Coléoptères parasites des Vespides. Dijon, 1873.
1912. Rudow, Lebensweise und Nestbau der Raub., Mord. und Grabwespen Sphegidae und Crabonidae. *Ent. Zeitschr.* Frankf.-a.-M., XXVI, 1912.
1852. Saussure (H. de), Monographie des Guêpes Solitaires. Tribu des Euméniens. Genève-Paris, 1852.
1855. Id., Monographie des Guèpes Sociales. Paris, 1855.
1902. Schulz (O.), Zur Kenntniss der Nestweise von Euglossa cordata. *Allg. Zeitschr. f. Ent.*, VII, 1902, p. 153.
1905. Id., Neue Beobacht. an sudbrazilianischen Meliponiden Nestern. *Zeitschr. wiss. Insektenbiol.*, I, 1905, p. 199.
1871. Siebold, Beitr. zur Parthenogenesis der Arthropoden. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 1871.
1892. Verhoeff (C.), Beiträge zur Biol. der Hymenopteren. *Zool. Jahrb.*, *Syst.*, VI, 1892.
1889. Wesenberg-Lund, Traek av Linnés Vaegge-Bis (*Anthophora parietina*). *Ent. Meddel.*, II, 1889-1890.
1891. Id., Bembex rostrata dens tiv. og Instinkter. *Ent. Meddel.*, III, 1891-92.
1840. Westwood (J.-O.), An Introduction to the modern classif. of Insects founded on the natural Habits and Corresponding Organisation of the differents families, I-II, Londres, 1840.

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

Études biologiques sur quelques Vespides solitaires africains.

DEUXIÈME PARTIE

L'instinct éducateur et son évolution chez les Vespides solitaires.

TROISIÈME PARTIE

Les Guêpes Sociales polygynes de l'Afrique tropicale.

CONTRIBUTION

À

L'ÉTUDE DES TOXINES

CHEZ LES ARAIGNÉES

Par Robert LÉVY

INTRODUCTION

Ce travail est le résultat de recherches effectuées de 1910 à 1914. J'y fus conduit en examinant le venin de divers Arthropodes de nos régions et notamment le venin des chélicères chez quelques espèces communes d'Araignées. Je consultai à ce propos la littérature scientifique, abondante mais souvent fort incertaine, concernant les piqûres d'Araignées, et j'en vins à prendre connaissance des travaux de Kobert et de H. Sachs sur les toxines obtenues par macération du corps entier de certaines Araignées.

C'était avec la pensée d'obtenir le venin des chélicères que Kobert (01) fit de telles macérations. Il découvrit, dans des extraits de *Latrodectes* (= *Latrodectus*) *Erebus* Aud., de fortes propriétés toxiques et retrouva d'ailleurs la même toxine dans des macérations d'abdomens seuls, ne contenant par conséquent pas de glandes venimeuses. Des résultats analogues lui furent donnés par l'*Epeira diademata* Clerck, espèce chez laquelle H. Sachs étudia l'arachnolysine, toxine hémolytique très violente. Kobert avait de plus constaté que les œufs de Latrodectus et d'Épeire sont aussi toxiques que les araignées entières.

L'Araignée emploie-t-elle ces toxines lors de la capture des proies ou en possède-t-elle d'autres dans ses glandes venimeuses? Kobert ne se prononçait pas encore. Il voyait

cependant dans ces faits une confirmation apportée aux observations faites sur la nocivité des Latrodectus. Ce n'est que plus tard, dans un ouvrage plus général (06), que nous voyons cet auteur suggérer une distinction : « Le contenu, dit-il, des glandes venimeuses de toutes les Araignées est toxique pour les petits animaux. Mais certaines Araignées possèdent en outre, dans leur sang, une substance appartenant au groupe des toxalbumines, très toxique pour les Mammifères et les Oiseaux; cette substance passe également dans les œufs. Il faut distinguer le poison des glandes et le poison du corps, car nous ne savons pas s'ils sont identiques. »

Après la lecture des travaux de Kobert, de Sachs et de Belonowski (également sur l'arachnolysine), je vis qu'un certain nombre de questions restaient encore à élucider :

1° Les toxines obtenues par macération du corps de l'araignée ont-elles réellement un rapport quelconque avec le venin des chélicères ?

2° Quel est le siège réel de ces toxines ?

3° L'arachnolysine hémolytique est-elle identique à la substance produisant des effets généraux d'intoxication ?

Ce fut avec ces préoccupations que j'entrepris l'étude de l'arachnolysine des Épeires. Je poursuivis en même temps quelques recherches sur le venin des chélicères et j'essayai d'étendre à d'autres espèces d'Araignées des résultats donnés par les Épeirides.

Je dus faire des expériences nombreuses et variées, à cause de la difficulté relative de ce genre d'études et des multiples tâtonnements qui étaient inévitables. J'obtins un certain nombre de conclusions importantes, très nettes, appuyées sur un grand nombre de faits. D'autres résultats, fournis par un nombre de faits plus petit, auraient peut-être eu besoin de quelques essais confirmatifs, mais les circonstances ne m'ont pas permis de les effectuer. Je me suis cru permis toutefois de donner ces résultats en indiquant avec détail les observations et les expériences sur lesquelles ils s'appuient.

Pour un sujet comme celui-ci, la description minutieuse des techniques employées et des faits observés est de la plus

grande importance. J'exposerai donc ici, en les groupant sous un certain nombre de rubriques forcément inégales, toutes les données que j'ai pu recueillir.

Une première partie sera consacrée à la localisation de l'arachnolysine, toxine hémolytique de l'Épeire. — Nous pourrons conclure de cette première partie que, pour étudier les toxines hémolytiques contenues dans le corps des Araignées, il suffit d'étudier celles de leur œufs.

Une seconde partie aura donc pour sujet les propriétés hémolytiques des œufs d'Araignées.

Dans une troisième partie, j'étudierai les propriétés toxiques de ces œufs, en les comparant constamment aux propriétés hémolytiques.

La quatrième et dernière partie, plus brève, traitera du venin des chélicères.

Mes recherches ont été commencées au Laboratoire d'Entomologie du Muséum d'Histoire Naturelle en 1909-1910 et je les continuai au Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure où je fus nommé agrégé-préparateur.

M. le Professeur Houssay a constamment suivi et dirigé l'exécution de ce travail; toutes les ressources de son laboratoire de l'École Normale ont été mises à ma disposition. Je tiens à lui exprimer ici ma reconnaissance.

Je veux également témoigner ma gratitude à M. le Professeur Delezenne pour l'intérêt qu'il a bien voulu prendre à mes recherches et les précieux conseils qu'il m'a donnés à tout propos.

J'ai été très honoré et très heureux de la bienveillance que j'ai toujours trouvée chez M. le Professeur Dastre chaque fois que j'ai eu recours à lui, et de l'empressement avec lequel il a bien voulu communiquer mes notes préliminaires.

Je me permettrai d'adresser mes respectueux remerciements à M. le Professeur Bouvier, auprès de qui j'ai commencé cette étude, et à M. Eugène Simon, qui s'est fort obligeamment prêté à de nombreuses consultations concernant la biologie et la systématique des Araignées.

PREMIÈRE PARTIE

LOCALISATION DE L'ARACHNOLYSINE, TOXINE HÉMOLYTIQUE DES ÉPEIRIDES

Dans la partie de son travail relative à ses essais sur la toxicité de *Latrodectus Erebus* Aud. (Karakurte), Kobert (01) souligne l'identité, au point de vue des propriétés toxiques sur les animaux, des macérations faites avec l'araignée adulte, avec de jeunes araignées fraîchement écloses ou avec des œufs non développés. Les essais sur l'hémolyse et la coagulation du sang furent, entre autres, faits avec de jeunes araignées nouveau-nées.

Kobert fait la même constatation en ce qui concerne *Epeira diademata* Clerck. Le poison se trouve aussi bien dans les œufs ou dans les araignées venant d'en sortir que dans les grosses araignées.

Les grosses Épeires dont se servait Kobert étaient toujours des femelles, et des femelles adultes, c'est-à-dire contenant des ovules déjà avancés ; d'autre part, les araignées fraîchement écloses contiennent encore dans leur abdomen une très forte quantité de vitellus provenant de l'œuf qui leur a donné naissance. Aussi, au début de mes recherches sur la toxine hémolytique de l'*Epeira diademata* (arachnolysine de Sachs), en vins-je à me demander si la présence de cette hémolysine n'était pas indissolublement liée à celle des substances de l'œuf, substances contenues déjà dans les ovules avancés et contenues encore dans les araignées fraîchement écloses.

Si mon hypothèse était exacte, elle devait être vérifiée par un certain nombre de faits :

1º Les araignées dépourvues de substances ovulaires ne devaient pas contenir d'arachnolysine. Dans cette catégorie nous pouvons ranger d'une part les mâles et d'autre part les femelles venant de pondre leur cocon.

2º Les jeunes araignées devaient contenir de l'arachnolysine tant qu'elles possédaient du vitellus et devaient perdre la toxine au moment où les réserves étaient complètement

consommées. Les araignées sorties de cette phase post-embryonnaire devaient rester dépourvues d'arachnolysine, jusqu'au moment où leurs ovaires se développaient.

3° En séparant, dans une Épeire, la masse ovarienne du reste de l'animal, on devait trouver une différence entre les deux lots formés, au point de vue de la teneur en arachnolysine.

Je tentai des expériences suivant ces divers ordres d'idées et mes prévisions furent pleinement confirmées. Je pus acquérir la certitude sur ce fait que l'arachnolysine de l'Épeire est localisée dans les ovules et qu'elle suit ceux-ci lors de la ponte.

En outre de l'*Epeira diademata* Clerck, j'employai pour ma démonstration deux autres espèces du genre *Epeira* : *E. cornuta* Clerck et *E. umbratica* Scop., ainsi qu'un Épeiride très voisin : *Zilla X-notata* Clerck. Ces trois espèces contiennent de l'arachnolysine, tout comme l'*Epeira diademata*. — Les araignées étaient utilisées le plus tôt possible après leur capture. Tout au plus étaient-elles conservées quelques jours dans des verres et bien nourries avec des mouches.

Il ne sera question dans cette partie que des propriétés hémolytiques de l'arachnolysine. La localisation de l'arachnolysine considérée comme toxine générale sera traitée dans une autre partie. — J'employai comme réactif, pour l'hémolyse, des globules de Bœuf bien lavés ; les hématies de cette espèce présentent vis-à-vis de l'arachnolysine une sensibilité suffisante et surtout très régulière. Toutes les doses de liquides hémolysants étaient amenées au volume de 1 cc. et j'ajoutais dans chaque tube 1 cc. d'une émulsion de globules à 5 p. 100.

Les tubes étaient laissés à la température ordinaire ou dans une étuve à 38°. Je distinguais, pour l'évaluation des résultats, un certain nombre de degrés dans l'hémolyse : Traces, léger début, début, fort début, hémolyse assez avancée, avancée, très avancée, presque complète, léger louche, hémolyse complète.

CHAPITRE I

ESSAIS HÉMOLYTIQUES AVEC DES MÂLES ET AVEC DES FEMELLES VENANT DE PONDRE.

§ 1. — Essais avec des mâles

La rareté des mâles ne m'a permis de faire que peu d'essais. J'ai néanmoins pu faire six expériences, une sur un jeune mâle et cinq sur des mâles adultes.

Époque.	Espèce.	Longueur totale de l'araignée (en mm.)	Poids de l'araignée (en mgr.)	Effet hémolytique.
27 juin	Epeira cornuta.	6,5	38	0
17 mai......	»	6	31	0
27 juin	»	—	18	0
14 juin	Epeira umbratica.	8,5	122	0
27 juin	»	9,5	85	0
20 nov......	Zilla X-notata (non adulte).	4,5	13	0

Ces essais sont peu nombreux, mais ils donnent tous des résultats négatifs. Les mâles essayés ne contenaient pas d'arachnolysine.

§ 2. — Essais avec des femelles venant de pondre.

Les animaux employés étaient soit des araignées ayant pondu dans les verres où je les conservais, soit des araignées prises en liberté sur leur cocon. — Avant l'emploi je disséquais rapidement pour voir l'état des ovaires. Il m'arriva parfois de ne pas les découvrir dans la masse des autres organes : dans ces cas les ovaires étaient certainement très petits et rudimentaires.

Je broyais l'araignée dans un mortier de verre dépoli, avec un pilon également dépoli. Dans ces conditions, la réduction en pulpe se faisait assez complètement pour rendre inutile l'emploi de sable.

La macération était, au bout d'un certain temps, filtrée sur papier.

Dans des macérations comme celles que je faisais, la substance active, s'il y en avait, était certainement mélangée avec de grandes quantités de matières étrangères. A de très fortes concentrations, il pouvait se faire que cette matière active fût gênée (des expériences de contrôle m'ont montré que cela était possible). J'ai donc cru bon, lorque l'araignée était un peu grosse, de faire des tubes où la macération se trouvât à des concentrations diverses, de plus en plus faibles.

Mes expériences relatives aux araignées venant de pondre ont porté sur 17 *Epeira diademata*, 1 *Epeira cornuta* et 12 *Zilla X-notata*.

A. — Essais avec *Epeira diademata*.

Voici deux exemples de procès-verbaux d'expériences :

20 octobre. — *Epeira diademata* ♀ capturée sur son cocon. A probablement pondu le 18 ou le 19. Abdomen très flasque. Longueur totale : 13^{mm},5; longueur de l'abdomen : 10 mm. ; largeur de l'abdomen, 7^{mm},5. Poids de l'araignée : 327 mgr. Poids du cocon : 650 mgr. A la dissection, les organes génitaux apparaissent comme extrêmement rudimentaires.

Broyé l'animal dans 4^{cc},4 d'eau physiologique. Filtré sur papier après 40 minutes : il passe 3^{cc},3 de liquide trouble, verdâtre. Complété à 4 cc. Fait des tubes avec :

1/4 de la macération, 1/8, 1/16, 1/32, 1/64, 1/128, 1/256, 1/512, toutes ces doses étant égales à 1 cc.

Mis 1 cc. de globules de Bœuf, à 5 p. 100.

Il ne se produit aucune hémolyse dans aucun des tubes.

11 novembre. — *Epeira diademata* ♀ capturée dans les derniers jours d'octobre. Pond en tube dans la nuit du 10 au 11 novembre. Abdomen pas trop flasque. Longueur totale : 10^{mm},5. Longueur de l'abdomen : 8 mm., largeur de l'abdomen : 5 mm. Poids de l'araignée : 140 mgr. Poids du cocon : 64 mgr. A la dissection, organes génitaux extrêmement rudimentaires.

Broyé l'animal dans 2^{cc},2 d'eau physiologique. Filtré sur papier après 1 h. 20 : il passe 1^{cc},8 de liquide très trouble, jaune verdâtre. Fait des tubes avec :

1/2 de la macération, 1/4, 1/8, 1/16, 1/32, 1/64, 1/128, 1/256, doses toutes égales à 1 cc.

Mis des globules de Bœuf. Aucune hémolyse.

De tels résultats négatifs me furent donnés en tout par 12 individus d'*Epeira diademata* (y compris les exemples précédents).

Voici leurs caractéristiques :

Longueur totale (en mm.).	Longueur de l'abdomen (en mm.).	Largeur de l'abdomen (en mm.).	Poids de l'araignée (en mgr.).	Poids du cocon (en mgr.).	État des organes génitaux.
13,5	10	7,5	327	660....	Extrêmement rudimentaires.
13	9,5	5,5	255	233 ...	Non trouvés.
—	—	—	249	—.....	—
10,5	8	5	140	64 ...	Extrêmement rudimentaires.
11	8	5	136	135....	Non trouvés.
10	7,5	5	106	216....	Extrêmement rudimentaires.
9,5	7	5	94	155....	Extrêmement rudimentaires.
9	6,5	4	71	56....	Pas tout à fait rudimentaires. Ovules jaunâtres. Le plus grand, étalé sur la lame, a 1/3 de mm.
7,5	5	3,5	59	66....	Non trouvés
7	5	3,5	38	42....	Pas tout à fait rudimentaires, jaunâtres. Plus petits que 1/3 de mm.

En outre de ces cas absolument négatifs, 5 individus d'*Epeira diademata* me donnèrent des hémolyses très faibles.

Voici un exemple de ces cas :

17 novembre. — *Epeira diademata* ♀ capturée sur son cocon le 15 novembre. Abdomen flasque. Longueur totale : 10 mm., longueur de l'abdomen : 6^{mm},5 ; largeur de l'abdomen : 4^{mm},5. Poids de l'araignée : 123 mgr. Poids du cocon : 217 mgr. Organes génitaux non trouvés.

Broyé l'animal dans 2^{cc},2 d'eau physiologique. Filtré sur papier après 3 h. 1/2 : il passe 1^{cc},8 de liquide légèrement trouble, jaune.

Fait des tubes avec :

1/2 de la macération, 1/4, 1/8, 1/16, 1/32, 1/64.

Mis des globules de Bœuf.

Après 1 h. 25, le tube correspondant à 1/2 macération débute.
Après 4 heures — 1/2 macération : hémolyse assez avancée.
» 23 heures — 1/2 » : avancée, 1/4 : léger début.
Rien d'autre.

Les 5 essais (avec le précédent) sont résumés ci-dessous :

Longueur totale (en mm.).	Longueur de l'abdomen (en mm.).	Largeur de l'abdomen (en mm.).	Poids de l'araignée (en mgr.).	Poids du cocon (en mgr.).	Résultat.
—	—	—	346	325	1/4 de la macération : hémolyse assez avancée en 3 h. 15, complète en un jour.
11,5	8,5	5,5	162	309	Début d'hémol. en 1 j. 1/2 pour 1/2, 1/4, 1/8, 1/16 de la macération.
10	6,5	4,5	123	217	1/2 macération : hémol. avancée en 23 h.
10	7,5	4,5	104	95	1/2 macération : début d'hémol. en 1 j.
8	6	4	60	36	Début d'hémol. en 1 j. 1/2 pour 1/2, 1/4, 1/8, 1/16 de la macération.

Deux individus d'*Epeira diademata* me donnèrent des hémolyses fortes :

13 novembre. — *Epeira diademata* ♀ capturée au début de novembre. Pond en tube dans la nuit du 12 au 13. Longueur totale : $14^{mm},5$; longueur de l'abdomen : $10^{mm},5$; largeur de l'abdomen : 7 mm. Poids de l'araignée : 389 mgr. Poids du cocon : 601 mgr. Organes génitaux extrêmement rudimentaires.

Broyé l'animal dans $4^{cc},4$ d'eau physiologique. Filtré sur papier 1 heure après : il passe $3^{cc},8$ de liquide trouble, jaune. Complété à 4 cc.

Fait des tubes avec :

1/4 de la macération, 1/8, 1/16, 1/32, 1/64, 1/128,... 1/1024, 1/2048.

Mis des globules de Bœuf.

Le tube 1/4 de macération est hémolysé complètement en environ 20 minutes. Le tube 1/8 en environ 1/2 heure.

En 20 h. — 1/4, 1/8, 1/16 : hémolyse complète ; 1/32 : assez avancée ; 1/64 : début.

10 novembre. — *Epeira diademata* ♀. Prise le 17 octobre. Pond en tube dans la nuit du 9 au 10 novembre.

Longueur totale : 7 millimètres ; longueur de l'abdomen : $5^{mm},5$; largeur de l'abdomen : $3^{mm},5$. Poids de l'araignée : 49 mgr. Poids du

cocon : 26 mgr. Ovaires pas très rudimentaires. Ovules déjà jaunâtres. Le plus grand a, étalé sur lame, 1/3 de mm.

L'araignée entière, pilée dans 1 cc. d'eau physiologique, donne avec des globules de Bœuf une hémolyse très avancée en 4 heures, se complétant par la suite.

Un contrôle était nécessaire. Il aurait pu se faire que l'araignée ayant pondu eût encore contenu de grandes quantités d'arachnolysine, mais que celle-ci eût été empêchée d'agir par une substance quelconque se trouvant dans la masse des viscères broyés. Pour me rendre compte de cela, j'ai ajouté à des doses hémolytiques d'arachnolysine aussi pure que possible, préparée au moyen d'œufs, des doses diverses d'une macération d'araignée ayant pondu : j'ai comparé ensuite la puissance hémolytique de ces mélanges à celle de témoins préparés à l'œuf pur.

27 octobre. — *Epeira diademata* ♀ capturée sur son cocon le 25 octobre. Longueur totale : 11^{mm},5 ; longueur de l'abdomen : 7^{mm},5 ; largeur de l'abdomen : 5^{mm},5. Poids de l'araignée : 184^{mgr},5.

Broyé l'animal dans environ 5 cc. d'eau physiologique. Filtré après 20 minutes. Il passe 4 cc. de liquide. Ajouté 1 cc. d'eau physiologique.

1 cc. correspond donc à 1/5 de l'araignée.

Fait deux séries de tubes avec :

Rien, rien, 1 cc. de macération, 1/2, 1/4, 1/8, 1/16, 1/32.

Ajouté dans chacun :

Série A — 1/4 d'œuf neuf d'un autre cocon.

Série B — 1/8 d'œuf neuf.

Complété les doses à 1^{cc},1/2. Mis 1/2 cc. de globules de Bœuf à 10 p. 100. Mis à l'étuve à 35° pendant 2 heures, puis retiré de l'étuve.

Série A.

	Hémolyse après : 45 m.	1 h. 55.	18 h.
1/4 œuf	avancée.	presque complète.	complète.
1/4 œuf	»	»	»
1/4 œuf + 1 cc. macération.	assez avancée.	plus que très avancée.	»
» » + 1/2 cc. »	»	»	»
» » + 1/4 cc. »	»	»	»
» » + 1/8 cc. »	»	»	»
» » + 1/16 cc. »	»	»	»
» » + 1/32 cc. »	»	»	»

Série B.

	Hémolyse après : 1 h. 55.	1 jour 1/2.
1/8 œuf....................	0	avancée.
1/8 œuf....................	»	»
1/8 œuf + 1 cc. macération.	»	peu d'hémolyse.
» » + 1/2 cc. »	»	un peu plus.
» » + 1/4 cc. »	»	encore un peu plus.
» » + 1/8 cc. »	»	presque autant que le témoin.
» » + 1/16 cc. »	»	presque autant que le témoin.
» » + 1/32 cc. »	»	presque autant que le témoin.

En résumé, pour 1/4 d'œuf, dose capable d'hémolyse complète dans les conditions habituelles, gêne extrêmement faible. — Pour 1/8, dose très au-dessous de la dose limite, gêne assez forte.

6 novembre. — *Epeira diademata* ♀ capturée le 2 novembre. A certainement pondu. Pas trouvé son cocon. Longueur totale $9^{mm},5$; longueur de l'abdomen : $7^{mm},5$; largeur de l'abdomen : $5^{mm},5$. Poids de l'araignée : 155 mgr. Organes génitaux non trouvés.

Broyé l'animal dans 2 cc. d'eau physiologique. Filtré 1/4 heure après : il passe $1^{cc},7$. Complété à 2 cc. Liquide extrêmement trouble, verdâtre. 1 cc. correspond à la moitié de l'araignée.

Fait des tubes avec :

Rien, rien, 1 cc. de la macération, 1/2, 1/4, 1/8, ... 1/256.

Ajouté 1/4 d'œuf d'un autre cocon dans chaque tube.

Mis 1/2 cc. de globules de Bœuf à 10 p. 100. Mis à l'étuve à 38° pendant 3/4 d'heure, puis retiré.

	Hémolyse après : 1 h. 40.	3 h. 45.	5 h. 30.	22 h.
1/4 œuf....................	tr. avanc.	léger louche.	complète.	complète.
1/4 œuf....................	»	»	»	»
1/4 œuf + 1 cc. macération.	0	0	0	début.
» + 1/2 cc.	»	début.	début.	assez av.
» + 1/4 cc. »	traces.	assez avancée.	assez avancée.	avancée.
» + 1/8 cc. »	début.	avancée.	avancée.	plus qu'avancée.
» + 1/16 cc. »	avancée.	très avancée.	très avancée.	très avancée.
» + 1/32 cc. »	»	»	»	»
» + 1/64 cc. »	»	»	»	»
» + 1/128 cc. »	»	»	»	»
» + 1/256 cc. »	»	»	»	»

La gêne est assez forte, plus forte même que dans le cas de la série B de l'expérience précédente. Il est vrai que nous partons ici, pour nos dilutions, d'une dose correspondant à la moitié d'une araignée de 155 mgr. ; dans le cas précédent, nous partions du 1/5 d'une araignée de 184mgr,5.

Le 1/4 d'œuf de l'expérience actuelle est tout près de la dose limite. En effet, pour la même solution, 1/6 d'œuf donne en vingt-quatre heures une hémolyse avancée et 1/8 donne un début.

Les expériences de contrôle rapportées ici nous montrent que, vis-à-vis de l'arachnolysine pure, l'action empêchante de la macération d'araignée ayant pondu n'est pas nulle. Elle est même tout à fait nette pour des doses hémolytiques limites. Toutefois on peut la considérer comme négligeable pour des doses même très peu supérieures à la dose limite.

Si le corps de l'araignée ayant pondu devait contenir encore de l'arachnolysine, la dose de cette toxine qui pourrait être masquée par un processus empêchant serait certainement extrêmement faible, négligeable vis-à-vis de la quantité d'arachnolysine contenue dans le cocon pondu.

Les deux cas d'hémolyse forte, signalés ci-dessus comme produits par des araignées ayant pondu, pourraient s'expliquer par la présence d'œufs mûrs restés dans l'abdomen après la ponte. La présence de ces œufs aurait pu échapper au cours de la dissection : les ovules mûrs en effet sont fragiles et se crèvent très facilement.

Ce fait n'aurait rien d'étonnant s'il s'agissait d'une espèce donnant plusieurs pontes successives. Il est plus surprenant chez l'*Epeira diademata* qui pond une seule fois. J'ai pourtant constaté un tel cas d'œufs restants : une femelle d'*Epeira diademata* (longueur totale : 15 mm. ; longueur de l'abdomen : 11,5 ; largeur de l'abdomen : 8,5 ; poids de l'araignée : 520 mgr. ; poids du cocon : 655 mgr.) contenait encore, après la ponte, une trentaine d'œufs mûrs. Cette araignée avait pondu en tube tout comme les deux araignées en question.

En résumé, sur 17 expériences faites avec des *Epeira diade-*

mata ayant pondu, 10 donnent un résultat négatif, 5 donnent des hémolyses extrêmement faibles et 2 des hémolyses fortes.

Même dans le cas des hémolyses fortes, la dose d'arachnolysine contenue dans l'araignée peut être évaluée comme incomparablement inférieure à celle contenue dans le cocon.

On peut donc dire qu'au cours de la ponte l'arachnolysine est éliminée du corps de l'Épeire complètement ou presque complètement.

B. — Essai avec *Epeira cornuta*.

J'ai fait un essai isolé avec *Epeira cornuta*.

16 mai. — *Epeira cornuta* ♀ capturée le 11. Longueur totale : 8mm,5; longueur de l'abdomen : 5,5; largeur de l'abdomen : 4,5. Poids de l'araignée : 87 mgr. Poids du cocon : 44 mgr.

Broyé l'Épeire dans 4cc,2 d'eau physiologique. Filtré après deux heures.

Fait des tubes avec :

1/4 de l'araignée, 1/10, 1/20, 1/50, 1/100, 1/500, 1/1000.

Mis des globules de Bœuf. Il ne se produit rien.

C. — Essais avec *Zilla X-notata*.

En ce qui concerne *Zilla X-notata*, 7 femelles ayant pondu ne donnèrent aucune hémolyse :

Longueur totale (en mm.).	Longueur de l'abdomen (en mm.).	Largeur de l'abdomen (en mm.).	Poids de l'araignée (en mgr.).	Poids du cocon (en mgr.)	État des organes génitaux.
7,5	5	4	51	43	Partout très rudimentaires sauf chez la 4e qui contient quelques ovules déjà jaunâtres.
7,5	4,5	3,5	46	49	
7,5	4,5	3	43	23	
7	4,5	3,5	40	36	
6	3,5	2,5	27	38	
6,5	4	3	23	26	
6	3,5	2,5	22	17	

Cinq produisirent de l'hémolyse (4 donnèrent de l'hémolyse forte et 1 de l'hémolyse très légère) :

Longueur totale (en mm.)	Longueur de l'abdomen (en mm.)	Largeur de l'abdomen (en mm.)	Poids de l'araignée (en mgr.)	Poids du cocon (en mgr.)	Effet hémolytique (1/n de la macération totale donne hémolyse... en...)	État des organes génitaux
8,5	6	4,5	86	51	1/128 — h. très avancée en 15 heures.	
7	5	4	42	52	Tout — léger début en 16 heures.	Partout très rudimentaires.
—	—	—	40	—	1/25 — assez avancée en 16 heures.	
6,5	4,5	3,5	37	27	Tout — complète en 20 minutes.	
—	—	—	—	—	Tout — complète en moins de 30 minutes.	

Pour les *Zilla* nous avons donc 7 résultats négatifs, un cas où l'hémolyse est très légère et 4 où elle est forte.

La proportion des résultats avec hémolyse est plus grande que chez l'Épeire. Si l'on compare les données que nous fournissons sur la marche des hémolyses, et si l'on tient compte des poids relatifs des animaux, on voit aussi que la quantité d'arachnolysine qui reste dans les *Zilla*, lorsqu'il en reste, est proportionnellement beaucoup plus forte que chez les *Epeira diademata*.

Nous verrons (D) que ces faits ne sont point surprenants si nous considérons la multiplicité des pontes de l'espèce.

D. — Résumé.

Envisageons dans leur ensemble les résultats fournis par cette catégorie d'expériences, relative aux araignées venant de pondre.

Pour 10 *Epeira diademata*, 1 *Epeira cornuta* et 7 *Zilla X-notata*, nous eûmes une hémolyse nulle. — Avec l'appui de nos contrôles nous pouvons affirmer que dans ces cas le corps de l'araignée ne contenait plus d'arachnolysine du tout ou que, s'il en restait, elle était à l'état de traces absolument insignifiantes.

Nous avons une hémolyse très légère pour 5 *Epeira diademata* et 1 *Zilla X-notata*.

Nous avons hémolyse forte pour 2 *Epeira diademata* et 4 *Zilla X-notata*.

La présence d'arachnolysine résiduelle dans le corps de

l'araignée ayant pondu peut, d'après moi, s'expliquer de deux façons :

1° Il resterait dans le corps de l'araignée des ovules mûrs non pondus.

2° Il resterait de l'arachnolysine dans le corps de l'araignée, autre part que dans les ovaires. Cela n'a absolument rien d'impossible, car l'arachnolysine peut très bien ne pas s'élaborer dans les ovaires et ne faire que s'y localiser par la suite. Certaines expériences que nous verrons à la fin de cette partie (chapitre III) viennent dans une certaine mesure à l'appui de cette manière de voir.

Les *Epeira diademata* ne font qu'une ponte et meurent généralement peu après. Il y a donc de fortes probabilités pour qu'au moment de la ponte les processus d'élaboration de l'arachnolysine soient arrêtés ou ralentis.

D'autres espèces font plusieurs pontes successives. D'après Lécaillon (07) le nombre des pontes est, dans ce cas, en rapport avec l'alimentation de la mère. — En nourrissant surabondamment une femelle de *Chiracanthium carnifex* Fabr. (1), il arriva même à lui faire produire deux pontes au lieu de la ponte unique habituelle (05).

Les *Zilla* font plusieurs pontes successives et assez rapprochées. Au moment d'une ponte, les ovules qui doivent former la ponte suivante peuvent donc être déjà relativement avancés et contenir de la toxine. En tout cas, au moment d'une ponte, les processus d'élaboration de l'arachnolysine ne doivent nullement être ralentis, mais doivent au contraire être en plein fonctionnement.

Pour *Epeira diademata*, je suis assez porté à attribuer les cas d'hémolyse forte à la première hypothèse (ovules non pondus) et les cas d'hémolyse légère à la seconde (arachnolysine véritablement résiduelle). Pour *Zilla X-notata* les deux interprétations sont possibles pour tous les cas.

Quoi qu'il en soit, la conclusion nette est que la quantité d'arachnolysine emportée par la ponte est toujours incomparablement supérieure à la quantité qui reste, lorsqu'il en reste.

(1) = *Chiracanthium erraticum* Walck.

CHAPITRE II

ESSAIS HÉMOLYTIQUES AVEC DE JEUNES ARAIGNÉES.

§ 1. — Évolution des jeunes araignées.

Lorsque la jeune araignée naît, son abdomen est plein d'une grosse masse de vitellus provenant de l'œuf dont elle est issue. — Elle n'a pas encore, à ce moment, d'intestin moyen. L'épithélium du mésodaeum se forme aux dépens de deux amas de cellules situés contre le vitellus, au contact du proctodaeum et du stomodaeum. Ces cellules s'agencent en épithélium à la périphérie du vitellus, de façon à donner deux espèces de cornets dont les bords vont à la rencontre l'un de l'autre. A la naissance de l'araignée, la rencontre ne s'est pas encore faite. — Peu à peu le tube digestif s'achève, le foie se constitue, et, au fur et à mesure de cette évolution, le vitellus est consommé et disparaît.

Il ne faut donc pas s'étonner de voir, vers la fin de cette phase postembryonnaire, le poids de l'araignée diminuer pendant que l'abdomen se réduit et se flétrit. Une fois tout le vitellus consommé, l'animal se nourrit directement de proies et grossit.

Voulant suivre méthodiquement les variations de la teneur en hémolysine avec l'âge des araignées, j'ai fait des élevages de pontes. Cela me permettait d'abord de faire des essais avec les individus élevés; de plus, je pus prendre, au cours de l'évolution de ces jeunes, des points de repère qui m'ont permis d'attribuer approximativement un âge aux petites araignées prises en liberté.

Voici, pour donner un exemple, le compte-rendu d'un élevage (cocon d'*Epeira diademata*) :

Cocon d'*Epeira diademata* pris le 15 novembre avec l'araignée. Poids : 217 milligrammes, avec la bourre. Mis le cocon à la glacière. Retiré de la glacière le 12 juillet et placé dans le laboratoire.

Le 21 juillet, le cocon est éclos en partie. On trouve mêlés des œufs non éclos, des coques d'œufs et des jeunes araignées transparentes, de la couleur de l'œuf. Leur abdomen a d'ailleurs absolument l'aspect de l'œuf, mais il est un peu plus lisse. 10 de ces araignées pèsent 6 mgr. Dimensions : la longueur totale est d'un peu plus de $1^{mm},5$; longueur de l'abdomen : 1 mm. ; largeur de l'abdomen : 5/6 de millimètre.

Pendant quelque temps l'aspect change peu. Le céphalothorax se teinte seulement légèrement de gris. L'abdomen garde à peu près les mêmes dimensions.

Vers fin juillet, les araignées muent, presque toutes en même temps. Après cette mue, elles quittent le cocon et se perchent sur des fils tendus dans le tube.

Leur abdomen a changé d'apparence ; il est un peu velu, perd l'aspect d'œuf et se pigmente assez rapidement.

Le 2 août, il est franchement jaune vif et porte à la partie postérieure un triangle d'un noir intense, ébauche du folium. — A ce moment, l'abdomen a diminué. La longueur totale de l'araignée n'a pas varié ; la longueur de l'abdomen est inférieure à 1 mm. ; sa largeur est entre 4/6 et 5/6 de millimètre.

Dans les jours suivants, l'abdomen se pigmente de plus en plus. En avant du triangle noir, apparaissent peu à peu les dessins définitifs du folium, avec la croix. Le pigment jaune diminue pour faire place à un pigment brun analogue à celui de l'animal adulte. L'abdomen diminue, devient flasque ; le poids des araignées diminue.

A partir d'un certain moment, l'élevage devient difficile. Un manque d'humidité et les araignées meurent desséchées, un excès et elles s'agglutinent en pourrissant. Il est impossible de les nourrir même en leur donnant des proies extrêmement petites. Au bout de quelque temps la ponte entière est morte d'une façon ou de l'autre, à l'exception de deux ou trois individus qui ont subsisté, fortement grossis, probablement en dévorant quelques-uns de leurs frères, trouvés vidés au fond du tube.

Pour la *Zilla X-notata*, les processus sont très analogues. La jeune araignée est brune, comme l'œuf ; la tache noire à l'arrière de l'abdomen est moins tranchée que chez l'Épeire. Les dessins du folium définitif apparaissent plus vite : les taches claires se soudent peu à peu et l'état du dessin permet de fixer des points de repère très constants. — Les figures 1, 2 et 3 donnent les dessins de l'abdomen à 4 stades successifs : α, β, γ, δ. Les trois premiers correspondent à la phase post-embryonnaire (α : environ neuf semaines ; γ : environ onze semaines) ; δ représente une araignée plus âgée, libre et se nourrissant déjà seule.

Pour l'*Epeira cornuta*, l'évolution morphologique ressemble beaucoup à celle de la *Zilla*. Les figures 4 et 5 donnent trois

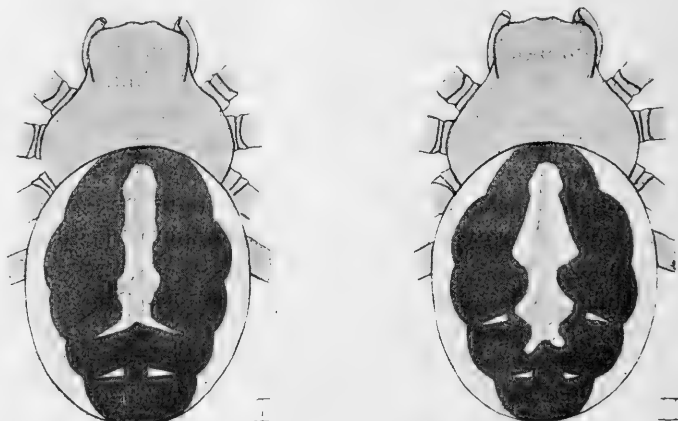


Fig. 1. — Pigmentation de l'abdomen chez de jeunes *Zilla X-notata* : I, stade α, longueur 1mm,5 ; II, stade β, longueur 1mm,5. — Couleurs : noir et blanc.

états successifs de l'abdomen, A, B, et C, durant la phase postembryonnaire.

Je n'ai jamais pu dépasser, dans mes élevages, le moment critique où l'araignée, ayant consommé ses réserves, doit commencer à se nourrir elle-même. J'ai dû recourir, pour poursuivre, à des araignées prises en liberté.

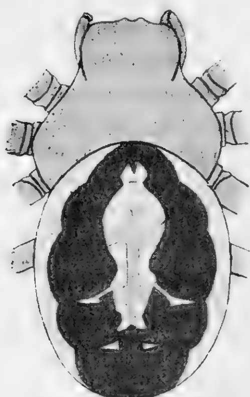


Fig. 2. — Pigmentation de l'abdomen chez une jeune *Zilla X-notata* : stade γ, vers lequel disparaît l'arachnolysine ; longueur 1mm,4. — Couleurs : noir et blanc.

Mes essais sur les jeunes araignées comportent :

1° Des expériences faites avec de très jeunes araignées, au stade postembryonnaire, contenant fort longtemps encore du vitellus de l'œuf dont elles sont nées, ou fort peu au delà de ce stade.

2° Des essais faits avec de jeunes araignées ayant nettement dépassé la phase postembryonnaire et se nourrissant de proies.

Pour la première catégorie, j'ai pu utiliser des jeunes élevées ou des jeunes prises en liberté ; pour la seconde, j'ai dû prendre uniquement des araignées libres.

§ 2 — Essais avec de très jeunes araignées, au stade postembryonnaire.

A. — *Essais faits avec des élevages.*

J'ai suivi un certain nombre d'élevages, en faisant des prises de temps en temps, assez longtemps pour constater que la propriété hémolytique disparaît, chez la jeune araignée, au cours des premières semaines de son existence.

Un cocon d'*Epeira diademata* éclôt en tube au début d'avril.

Le *28 avril*, les araignées ont mué et présentent l'aspect : abdomen jaune à triangle noir. 5 araignées broyées dans 1 centimètre cube d'eau physiologique donnent avec des globules de Bœuf une hémolyse immédiate.

Le *7 mai*, aspect analogue, 2 araignées donnent une hémolyse immédiate.

Le *2 juin*, pigmentation peu différente de celle des états précédents. 15 araignées ne donnent aucune hémolyse.

Cocon de *Zilla X-notata*. Éclos vers le premier tiers d'avril.

Le *17 juin*, les araignées ont déjà mué, mais sont restées dans le cocon. L'abdomen n'a plus du tout l'aspect d'œuf et les dessins du folium s'ébauchent (dessin α). — 5 araignées, pesant 3 mgr. sont broyées et donnent une hémolyse immédiate.

Le *29 juin*, le dessin du folium est beaucoup plus net (dessin γ). Longueur totale de l'araignée : 1mm,4 ; largeur de l'abdomen : 3/4 de millimètre. — 5 individus donnent une hémolyse rapide.

4 juillet. — L'abdomen a diminué depuis le 17 juin. 5 araignées ne pèsent plus que 2mgr,5, au lieu de 3. Dessins peu changés depuis le 29 juin (type γ). — 5 araignées ne donnent plus aucune hémolyse.

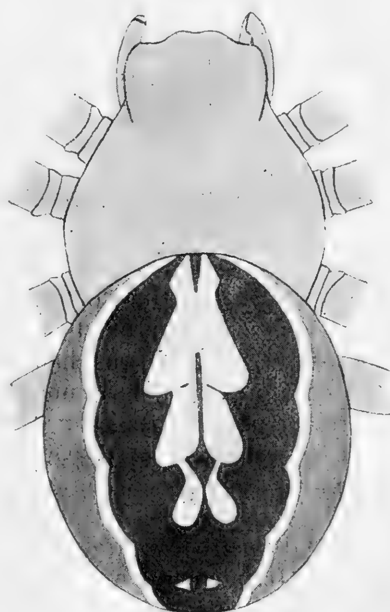


Fig. 3. — Pigmentation de l'abdomen chez une jeune *Zilla X—notata* ; stade δ, longueur : un peu plus de 2mm. — Couleurs : noir et blanc, flancs brun rosé.

Cocon de *Zilla X-notata*. — Éclos vers le milieu d'avril.

Le *17 juin*, il y a dans le cocon un mélange de petites araignées à deux états différents. Les unes viennent d'éclore : leur longueur est de 1 millimètre ; leur abdomen a encore l'aspect de l'œuf. Les autres ont mué ; leur abdomen est déjà pigmenté et le folium est indiqué, mais sans dessins nets.

5 araignées du 1er type pèsent 3 mgr. — Hémolyse immédiate.

5 » 2e » » 3 mgr. — » »

29 juin. — Le dessin des araignées les plus avancées est conforme



Fig. 4. — Pigmentation de l'abdomen chez de jeunes *Epeira cornuta* ; I, stade A, longueur 1mm,5 ; II, stade B, longueur 1mm,4. — Couleurs noir et jaune ou brun et jaune.

au type γ. Longueur de l'animal : 1mm,5, largeur de l'abdomen : 4mm,5.

5 araignées donnent une hémolyse immédiate.

4 juillet. — État peu changé. 5 araignées pèsent 2 mgr. 3/4. Elles donnent en 2 heures une hémolyse avancée qui, après 4 heures encore n'a pas fait beaucoup de progrès. La propriété hémolytique n'a pas complètement disparu, mais elle a considérablement diminué.

Cocon d'*Epeira cornuta*. Récolté au milieu de juin. Les araignées ont mué. L'abdomen n'a plus l'aspect d'œuf ; il est velu, mais n'a pas encore de dessins.

29 juin. — 5 jeunes donnent une hémolyse immédiate.

4 juillet. — Dessins jaunes sur fond brun ; déjà bien indiqués mais pas encore la forme caractéristique en fleur de lys que portent les adultes. Le plus grand nombre des araignées sont conformes au type A, les autres au type B.

Longueur totale : environ 1mm,5 ; largeur de l'abdomen : 3/4 de milli-

mètre. 5 araignées, pesant 2 mgr. 3/4, donnent le processus hémolytique suivant (avec des globules de Bœuf) :

Après 3 minutes : début. — 5 minutes : hémolyse avancée. — 14 minutes : léger louche. — 30 minutes : hémolyse complète.

9 juillet. — Dessin indiquant déjà nettement la fleur de lys (entre les types B et C, plus près de C). Abdomen bien plus ratatiné. Choisi 5 araignées parmi celles semblant les plus âgées (longueur : 1mm 1/4). — Broyées, elles ne donnent aucune hémolyse.



Fig. 5. — Pigmentation de l'abdomen chez une jeune *Epeira cornuta* ; stade C, vers lequel disparaît l'arachnolysine ; longueur : un peu plus de 1mm. — Couleurs : noir et jaune ou brun et jaune.

Je puis ajouter à cette observation une expérience faite sur un autre cocon d'*Epeira cornuta*, recueilli en même temps que le précédent.

29 juin. — Les araignées présentent le dessin C. La fleur de lys est bien nette. L'abdomen est très ratatiné. Longueur des araignées : à peine un peu plus de 1mm. — 5 ne donnent aucune hémolyse.

4 juillet. — Aspect extérieur peu changé (toujours dessin C). Poids d'un lot de 5 : 1 mgr. 3/4. — Pas d'hémolyse.

Ces essais d'élevage, avec prélèvements de temps en temps, nous montrent nettement que la propriété hémolytique disparaît, chez les araignées ainsi élevées, quelques semaines après l'éclosion (vers le stade γ pour *Zilla X-notata*, vers le stade C pour *Epeira cornuta*).

Pour *Zilla X-notata*, on peut évaluer ce laps de temps à dix ou onze semaines. La disparition semble d'ailleurs assez brusque.

Les résultats fournis par des prélèvements réguliers sur des élevages ont été confirmés par des essais, faits aussi sur des élevages, mais épars.

21 juillet. — Broyé 2 jeunes *Epeira diademata* fraîchement écloses et fait, par dilution progressive, un essai de leur pouvoir hémolytique. Je le trouve tout à fait comparable à celui des œufs neufs.

21 juin. — Cocon d'*Epeira diademata*. Les animaux muent vers le 16-18 juin. Le 21, aspect à abdomen jaune terminé par le triangle noir. 2 araignées hémolysent immédiatement.

17 mars. — 3 jeunes *Epeira diademata*, âgés d'un mois, ne donnent aucune hémolyse.

5 juin. — Cocon d'*Epeira diademata*. Ponte trouvée le 20 mai en liberté, pas encore dispersée ; mise dans un verre. Abdomen jaune à triangle noir. — Le 5 juin, même aspect. Abdomen plus ratatiné. Longueur totale d'une araignée : 1 mm. 1/3. — Un lot de 10, pesant 3 mgr. 3/4 n'hémolyse pas.

24 mars. — 2 jeunes *Zilla X-notata* fraîchement écloses hémolysent immédiatement.

11 et 12 juin. — Jeunes *Zilla X-notata* élevées en tube ; ont mué depuis longtemps (dessin du type γ, du type β ou d'un type un peu moins avancé).

Les dimensions varient : pour la longueur totale entre $1^{mm},4$ et $1^{mm}3/4$; pour la largeur de l'abdomen entre 2/3 de millimètre et $0^{mm},9$. Rappelons que les plus petites sont les plus âgées.

Fait des essais avec :

Un lot de 11 assorties (8 longues de $1^{mm},4$, 2 de $1^{mm},5$ et 1 de $1^{mm},6$). Le poids des 11 est $6^{mgr},5$. Hémolyse lente : en 16 heures, encore léger louche

Un lot de 2 grosses (1 mm. 3/4). — Rien.

Un lot de 2 moyennes ($1^{mm},5$) et $1^{mm},6$). — Rien.

Un lot de 6 moyennes (3 de $1^{mm},5$, 2 de $1^{mm},6$, 1 de $1^{mm}3/4$. — Rien.

Un lot de 6 petites ($1^{mm},4$). — Rien.

Ce cocon contenait donc des araignées ayant déjà presque perdu la propriété hémolytique, à l'exception de quelques-unes.

B. — Essais avec des araignées prises en liberté.

Toutefois, les jeunes araignées employées jusqu'ici étaient à jeun et en captivité. Le jeûne avait peu d'importance au début du développement, quand les araignées ne se nourrissaient pas et qu'elles vivaient aux dépens du vitellus. — Il pouvait prendre de l'importance à la fin ; il était possible que des araignées du même âge que celles que j'employais eussent pu se nourrir en liberté, alors que les miennes jeûnaient. — La captivité pouvait aussi apporter un changement dans la biologie de l'animal.

J'ai donc fait un certain nombre d'essais de contrôle avec de très jeunes araignées prises en liberté, comparables comme aspect à celles de mes élevages ou semblant un peu plus âgées.

8 juin. — Dans du lierre, jeunes *Epeira diademata*, encore rassemblées, jaunes à triangle noir. Folium déjà assez indiqué. Mises dans un tube. Le 8 juin toutes mortes, sauf 3 vivantes.

Pilé séparément : un lot de 3 vivantes et un lot de 5 mortes (donc à un stade un peu plus jeune).

Essayé les deux lots : les mortes hémolysent, les vivantes non.

9 juin. — Dans du lierre, jeunes *Epeira diademata* à abdomen encore jaune à tache noire, mais à folium très bien dessiné (croix visible). Quelques-unes ont même le folium déjà brun, de la couleur définitive de l'Épeire.

5 de grosseur analogue pèsent 6mgr,5 (5 à l'éclosion pèsent 3 mgr.). Ce lot de 5 ne donne aucune hémolyse.

13 juin. — 3 jeunes individus d'*Epeira diademata*, de provenances diverses. Encore un peu de pigment jaune à l'abdomen, mais presque plus. Coloration presque analogue à celle des adultes. Croix nette. Longueur 2mm,4, 2mm,4, 2mm,8. Poids total : 6 mgr.

Le lot ne donne aucune hémolyse.

13 juin. — 5 araignées du même lot mais plus jeunes. Folium net avec quelques dessins, mais pas encore de croix. Encore beaucoup de pigment jaune.

Longueurs : 2 mm., 2 mm., 2 mm., 2 mm., 2mm,4. Poids total : 5mgr,5.

Le lot ne donne aucune hémolyse.

Ces essais sur de très jeunes araignées prises en liberté confirment les conclusions : disparition de l'arachnolysine peu de temps après la dispersion du cocon, lorsque l'araignée cesse de vivre sur ses réserves.

§ 4. — Essais avec des araignées femelles ayant dépassé la phase postembryonnaire.

Les araignées ayant plus de quelques semaines ne contiennent plus d'arachnolysine. Les araignées près de pondre contiennent toute celle qui passera dans la ponte.

Il importait de faire quelques essais avec des araignées entre ces deux états, pas encore adultes, mais ayant nettement dépassé la phase postembryonnaire.

Quand les araignées étaient de grande taille, je faisais les essais avec des dilutions croissantes de la macération (comme pour les araignées ayant pondu).

Ci-dessous le tableau des expériences (voir page 24) :

Nous trouvons encore ici des araignées contenant de l'hémolysine, bien que leurs organes génitaux soient rudimentaires.

Pour ces cas encore, nous nous demandons, sans pouvoir répondre, si la présence d'ovules mûrs nous avait peut-être

ÉPOQUE.	ESPÈCE.	LONGUEUR totale de l'araignée (en mm.).	POIDS de l'araignée (en mgr.).	ÉTAT DES ORGANES GÉNITAUX.	EFFET HÉMOLYTIQUE (1/n de la macération totale donne hémolyse.... en...).
31 octobre......	Epeira diademata.	11	150	—	1/8 — h. assez avancée en 18 h.
29 septembre...	»	7.5	41,5	—	0
29 » ...	»	4,5	11,5	—	0
1er juillet........	»	4	8,5	—	0
13 juin.........	»	3,5	6	—	0
30 octobre......	Epeira cornuta.	11,5	185	Très rudimentaires.	0
10 juin...... ..	»	11	175	Ovules très gros, près d'être pondus.	1/20 — h. très avancée en 3 h.
10 »	»	9	132	Pas pu voir ; gros nématode de 73 milligr. dans l'abdomen.	0
29 septembre...	Epeira umbratica.	4,5	11	Rudimentaires.	0
1er octobre......	Zilla X-notata.	8,5	92	Rudimentaires.	1/4 — h. avancée en 45 minutes.
2 novembre....	»	8	70	Ovules peu nombreux mais près de la ponte.	Hémolyse forte (1).
29 septembre...	»	8	49	Ovules assez avancés, violacés. Le plus gros a, étalé, près de 1/3 de mm.	Tout — h. presque complète en 1 h. 1/2.
1er octobre......	»	6,5	40	Très rudimentaires.	0
30 septembre...	»	5,5	26	Très rudimentaires.	0
2 novembre....	»	6,5	21	Rudimentaires.	1/2 — h. assez avancée en une nuit.
2 »	»	5	11	Rudimentaires.	0

(1) Fait des dilutions croissantes : 1/4 de la macération. 1/8, 1/16... $1/2^{11}$. Hémolyse présentant un maximum vers le milieu de cette série, pour les tubes de $1/2^4$ à $1/2^8$ et moins forte aux extrémités. En une nuit, h. complète pour les tubes du milieu et fort début pour ceux des extrémités.
Voir l'interprétation d'un fait analogue donnée à la fin du chapitre III (§ 2. — Résumé et discussion).

échappé ou s'il y avait réellement quelque part, en dehors des ovaires, de l'arachnolysine déjà élaborée.

Quoi qu'il en soit, tous ces résultats confirment nos prévisions : disparition de la propriété hémolytique au sortir de la vie postembryonnaire et réacquisition au moment de la maturité sexuelle.

CHAPITRE III

SÉPARATION, PAR DISSECTION, DES FRACTIONS HÉMOLYSANTES.

Les essais précédents avec des araignées ayant pondu, des jeunes araignées et des mâles, suffisent amplement pour étayer notre conviction sur la localisation de l'arachnolysine dans les ovaires.

Je veux cependant rendre compte d'un certain nombre d'essais, effectués dans le but de serrer de plus près cette évolution de l'arachnolysine. Ils ont consisté à disséquer des araignées pas tout à fait mûres et à essayer séparément, au point de vue hémolytique, le lot d'ovules et le reste.

Les ovaires rudimentaires se composent de deux grappes d'ovules très petits et transparents. Plus tard les ovules grossissent et se colorent en jaune ou en brun. Lorsqu'ils approchent de la maturité, ils se remplissent de gouttelettes grasses qui finissent, tant elles deviennent abondantes, par leur donner l'aspect opaque d'une écume.

Les dissections étaient extrêmement difficiles. Pour peu que les ovules fussent un peu mûrs, ils se crevaient en assez grand nombre et souillaient les autres lots. Cependant on peut tirer de ces essais un certain nombre d'observations.

Je fus obligé de prendre les mêmes précautions que pour les araignées ayant pondu, c'est-à-dire d'opérer avec les substances prises à divers degrés de dilution. Surtout lorsqu'il s'est agi d'ovules encore peu hémolytiques, il arriva souvent que le maximum d'hémolyse correspondît non pas à la plus forte concentration, mais à une concentration moyenne, le pouvoir hémolytique diminuant aux deux extrémités de la série de

tubes. Cette particularité, à laquelle nous chercherons une explication, justifiait encore mes précautions.

Pour mieux disséquer, dans certains cas, je congelais l'araignée dans un mélange de neige carbonique et d'acétone. En disséquant alors rapidement, j'obtenais une séparation meilleure. L'ovaire se détachait en bloc assez compact. — Il importait naturellement de contrôler si la congélation ne détruisait pas le pouvoir hémolytique. Je fis une expérience où je comparai, par dilution, le pouvoir hémolytique d'œufs neufs et celui d'œufs du même cocon congelés cinq minutes à — 65°. Les œufs congelés se montrèrent d'une activité tout à fait comparable à celle des œufs neufs.

§ 1. — Essais de séparation.

Les expériences que je fis ainsi par dissection et séparation des lots furent nombreuses et les résultats en furent assez divers. Pour avoir une idée de leur variété, décrivons avec détail quelques-uns des essais faits avec *Epeira diademata*, espèce sur laquelle portèrent les expériences les plus nombreuses et les meilleures comme technique.

A. Essais avec *Epeira diademata*.

30 septembre. — N° 168. — *Epeira diademata* ♀. Abdomen pas très renflé. Longueur totale : 15 mm. ; longueur de l'abdomen : 12 mm. ; largeur de l'abdomen : $8^{mm},5$. Poids : 510 mgr.

Les ovules sont déjà jaunes, assez développés. Leur ensemble forme sur le verre de montre deux taches rondes de 5 mm. de diamètre ; le plus gros ovule, étalé sur le verre, a un peu moins de 2/3 de mm. Leur poids est : un peu plus de 40 mgr.

Broyé à part :

Ovules dans $2^{cc},2$ d'eau physiologique,

Reste dans $4^{cc},4$ d'eau physiologique.

Filtré 1 heure après. Il passe 2 cc. et $3^{cc},6$. Complété le second liquide à 4 cc. Le liquide ovules est légèrement trouble ; le liquide reste l'est extrêmement. Fait des tubes avec :

Ovules : 1/2 de la macération, 1/4, 1/8.

Reste : 1/4 de la macération, 1/8, 1/16, 1/32.

Mis des globules de Bœuf. Rien après 4 h. 1/2.

Le lendemain, après 17 heures, les tubes ovules ont une trace légère d'hémolyse ; les tubes reste présentent les degrés suivants d'hémolyse : 1/4 : hémolyse complète. — 1/8 : complète. — 1/16 : avancée. — 1/32 : nulle.

Dans ce cas, les ovules n'ont donc pas de pouvoir hémolytique, le reste de l'araignée contient de l'hémolysine, en faible proportion d'ailleurs.

30 septembre. — N° 167. — *Epeira diademata* ♀. Abdomen déjà assez renflé. Longueur totale : 12 mm. ; longueur de l'abdomen : 10 mm. ; largeur de l'abdomen : 8 mm. Poids : 327 mgr. Ovules déjà développés, jaunes, pleins de gouttelettes grasses; le plus gros, étalé, a 2/3 de millimètre. Leur ensemble forme une grosse tache de 8 mm. de diamètre.

Broyé à part :

Ovules dans $2^{cc},2$ d'eau physiologique.

Reste dans $4^{cc},4$ d'eau. physiologique.

Filtré 30 minutes après. Complété à 2 et 4 cc.

Fait des tubes avec :

Ovules : 1/2 de la macération, 1/4, 1/8.

Reste : 1/4, 1/8, 1/16, 1/32.

Globules de Bœuf. — 1 h. après :

Ovules — Rien.

Reste — 1/4 et 1/8 : h. complète. — 1/16 : début.

Le lendemain, après 22 heures :

Ovules. — 1/2 : très avancée. — 1/4 : avancée. — 1/8 : avancée.

Reste — 1/4, 1/8, 1/16 : complète. — 1/32 : rien.

Dans ce cas, les ovules ont un pouvoir hémolytique faible, le reste en a un fort.

4 novembre. — *Epeira diademata* ♀. Abdomen de forme triangulaire, peu renflé. Longueur totale : $10^{mm},5$ longueur de l'abdomen : $8^{mm},5$; largeur de l'abdomen : $6^{mm},5$. Poids : 235 mgr. — Ovules avancés, jaunes, pas encore près de la ponte. Le plus gros a, étalé, 1 mm. Poids des ovules, légèrement souillés de reste : 52 mgr.

Broyé :

Ovules dans $2^{cc},2$ d'eau physiologique.

Reste dans $4^{cc},4$ d'eau physiologique.

Filtré 4 h. 1/2 après. Liquide ovules légèrement trouble ; liquide reste extrêmement trouble.

Fait des tubes avec :

Ovules : 1/2 de la macération, 1/4, 1/8, ... 1/256.

Reste : 1/4, 1/8, 1/16, ... 1/512.

Globules de Bœuf. — Après 1 h. 1/2, les tubes ovules commencent à s'hémolyser,

Le lendemain, après 17 heures :

Reste — 1/4, 1/8 : léger début.

Ovules — 1/8, 1/16. 1/32 : hémolyse complète.
1/2 et 1/4 d'une part, 1/64 de l'autre : léger louche.
1/128 : très avancée.
1/256 : début.

Dans ce cas, les ovules hémolysent, fortement même ; le reste extrêmement peu.

A noter, pour les tubes ovules, le phénomène signalé : présence d'un optimum d'hémolyse quelque part au milieu de la série des dilutions.

Au lieu de séparer seulement en deux lots : ovules et reste, il m'est arrivé de faire trois lots : ovules, foie et reste.

13 octobre. — *Epeira diademata* ♀. Abdomen assez renflé. Longueur totale : $14^{mm},5$; longueur de l'abdomen : 12 mm ; largeur de l'abdomen : $10^{mm},5$. Poids 685 mgr.

Ovules très développés, mûrs, mais encore cohérents et déformés par pression réciproque. Le plus gros a, étalé, environ 1 mm. La dissection est bonne. Séparé en 3 lots :

Ovules, foie, reste (contenant comme toujours une certaine quantité de foie).

Il y a 135 mgr. d'ovules et 165 mgr. de foie.

Pilé les 3 lots chacun dans $4^{cc},4$ d'eau physiologique.

Filtré 4 heures après.

Le liquide ovules est légèrement trouble, jaunâtre.

Le liquide foie est très trouble, opaque, brun.

Le liquide reste est très trouble, verdâtre.

Complété de nouveau tout à 4 cc. et fait pour chaque lot une série de tubes :

1/4 de la macération, 1/8, 1/16, ... 1/512.

Mis des globules de Bœuf. — Après $1^{h},50$: rien.

Le lendemain, après 17 heures :

Ovules — 1/4, 1/8, 1/16, 1/32, 1/64 : hémolyse complète. — 1/128 : léger louche. — 1/256 : presque complète. — 1/512 : très avancée.

Foie — 1/4 : fort début. — 1/8 : léger début. Puis traces décroissantes et rien.

Reste — 1/4, 1/8 : hémolyse assez avancée. Puis traces décroissantes et rien.

Dans ce cas, les ovules hémolysent très fortement, le lot foie hémolyse très peu et le lot reste à peu près dans les mêmes proportions que le foie.

Dans un autre essai, je comparai, à masses égales, les pouvoirs hémolytiques des ovules et du foie. J'essayai également à part le céphalothorax avec les pattes.

6 novembre. — *Epeira diademata* ♀. Abdomen assez triangulaire, pas trop renflé. Longueur totale : $9^{mm},5$, longueur de l'abdomen : $8^{mm},5$, largeur de l'abdomen : $5^{mm},5$. Poids : 155 mgr. Détaché le céphalothorax avec les pattes; il pèse $54^{mgr},5$. Congelé l'abdomen 5 minutes vers — 65°. Disséqué. Ovules très mûrs, jaunes, diffluents quand ils se réchauffent. Isolé les ovules : lot de 36 mgr.

Fait un lot avec du foie souillé de quelques tissus étrangers : $5^{mgr},5$.

Broyé ces divers lots :

Céphalothorax dans 2 cc. d'eau physiologique. Filtré. Liquide peu trouble, verdâtre. — Fait des tubes avec :

1/2 de la macération. 1/4, 1/8, ... 1/256.

Ovules dans 6 cc. d'eau physiologique. Filtré. Liquide légèrement trouble, blanc. Il y a $4^{cc},8$. Complété à $13^{cc},1$. Cela fait 2 mgr. 3/4 par centimètre cube. — Fait des tubes avec :

1 cc., 1/2, 1/4, ... 1/512.

Foie dans $1^{cc},8$. Filtré. Il passe $1^{cc},5$ de liquide légèrement trouble, jaunâtre. Complété à 2 cc. Cela fait aussi 2 mgr. 3/4 par centimètre cube. — Fait des tubes avec :

1 cc., 1/2, 1/4. .... 1/128.

Globules de Bœuf. — Les tubes ovules s'hémolysent très vite.

Le lendemain, après 18 heures :

Céphalothorax : rien.

Ovules — 1 cc., 1/2, 1/4, 1/8, 1/16 : hémolyse complète. — 1/32 : avancée. — 1/64 : début. Les autres : rien.

Foie — 1 cc. : complète. — 1/2 : assez avancée. Les autres : rien.

Le céphalothorax n'est pas hémolytique, les ovules le sont beaucoup et le foie, à poids égal, l'est environ 16 fois moins.

Ces expériences réalisent un certain nombre de types autour desquels je puis grouper les autres que j'ai faites et que j'indiquerai de façon plus succincte. — Je rappellerai par leurs dates les essais déjà décrits de façon à réunir ici tous les essais exécutés.

Un premier type de résultats est : ovules sans pouvoir hémolytique ; reste hémolytique.

Un deuxième type : ovules ayant un pouvoir hémolytique faible ou moyen ; reste ayant un pouvoir hémolytique du même ordre de grandeur ou plus grand.

Un troisième type : ovules ayant un pouvoir hémolytique considérable ; reste en ayant un bien moindre. — Avec ce troisième type prennent place des essais où la dissection était perfectionnée par congélation et où le fractionnement des diverses parties de l'araignée était plus poussé.

1er groupe d'expériences. — Ovules non hémolytiques, reste faiblement ou moyennement hémolytique.

Expérience déjà décrite du 30 septembre, n° 168.

29 septembre. — *Epeira diademata* ♀. — Longueur totale : 11 mm.; longueur de l'abdomen : $8^{mm},5$; largeur de l'abdomen : 6 mm. Poids : 186 mgr. Ovules déjà jaunes, mais pas très développés. Ils forment sur le verre de montre une tache de 5 mm. de diamètre; le plus gros a, étalé, un peu plus de 1/3 de mm. Essais séparés avec les deux lots ovules et reste.

Ovules : rien. — Reste : hémolyse lente, pouvoir hémolytique peu intense.

2e groupe d'expériences. — Ovules ayant un pouvoir hémolytique moyen, reste ayant un pouvoir hémolytique du même ordre de grandeur ou plus grand.

Expérience déjà décrite du 30 septembre, n° 167.

6 octobre. — *Epeira diademata* ♀. Dimensions : 14 mm., 11 mm., 9 mm. Poids : 470 mgr. Ovules jaune vif développés ; leur lot pèse 73 mgr.

Ovules : hémolyse lente et très faible (optimum non au début de la série des dilutions).

Reste : hémolyse faible, mais plus forte que pour les ovules.

7 octobre. — *Epeira diademata* ♀. Dimensions : 14 mm., 11 mm., 10 mm. Poids : 540 mgr. Dissection difficile.

Ovules gros, très développés, mais bien cohérents. Poids : 80 mgr.

Ovules : hémolyse très lente, assez forte (optimum non au début).

Reste : hémolyse bien plus rapide et un peu plus forte.

23 octobre. — *Epeira diademata* ♀. Dimensions : 14 mm., 11 mm., $8^{mm},5$. Poids : 498 mgr. — Ovules très développés ; le plus gros, étalé, a 1 mm. Poids du lot : 90 mgr. Dissection difficile.

Ovules : hémolyse lente, assez forte.

Reste : hémolyse bien plus rapide, mais quantitativement, au total, plutôt plus faible.

3e *groupe d'expériences*. — Ovules hémolysant fortement, reste beaucoup moins.

Expériences déjà décrites du 4 novembre, du 13 octobre et du 6 novembre.

11 octobre — *Epeira diademata* ♀. Dimensions : 19 mm., 15 mm., 11 mm. Poids : 1080 mgr. — Ovules très développés, encore cohérents. Le plus gros a environ 1 mm. Dissection bonne. Fait 3 lots : ovules (135 mgr). foie (165 mgr.), reste.

Ovules : hémolyse très forte et très rapide.

Foie : hémolyse faible.

Reste : rien.

29 octobre. — *Epeira diademata* ♀. Dimensions : 10 millimètres, 8 millimètres, 6mm,5. Poids : 183 milligrammes. — Congelé à —50° avant dissection. Ovules assez gros (2/3 de millimètre), pas extrêmement mûrs.

Fait des lots : céphalothorax et pattes : 45 milligrammes. — Ovules (souillés de foie) : 67 milligrammes. — Reste : 53 milligrammes.

Céphalothorax : rien.

Ovules : hémolyse forte (optimum non au début de la dilution).

Reste : hémolyse très faible.

3 novembre. — *Epeira diademata* ♀. Dimensions : 11mm,5, 9 millimètres, 7 millimètres. Poids : 249 milligrammes. Il manque deux pattes.

Congelé à - 52° avant dissection. Ovules extrêmement mûrs. Dissection difficile.

Fait des lots : Céphalothorax : 72mgr,5. — Ovules (souillés de foie) : 84 milligrammes. — Foie : 24 milligrammes.

Fait les macérations d'ovules et de foie à poids égal par centimètre cube.

Céphalothorax : rien.

Ovules : hémolyse très forte.

Foie : beaucoup moins forte (à masse égale 16 fois moins).

Ces expériences faites sur *Epeira diademata*, malgré que leurs résultats soient variés et en apparence contradictoires, laissent cependant entrevoir une certaine sériation. Avant de tirer les conclusions de ces résultats, indiquons rapidement ceux que nous ont donnés des essais analogues faits sur *Zilla X-notata* et sur *Epeira cornuta*.

B. — Essais avec *Epeira cornuta.*

Je fis 7 essais.

Poids (en mgr.).	État des ovules.	Hémolyse par les ovules.	Hémolyse par le reste.
212	Tout à fait mûrs.	Forte.	Forte.
180	Très gros (1 mm.).	Forte.	Assez forte, mais inférieure à celle des ovules.
327	Gros (2/3 mm.).	Forte.	Faible.
254	Gros.	Lente, mais assez forte.	Très faible.
118	Assez gros, peu nombreux.	Faible.	0
118	Rudimentaires.	Faible.	0
108	Rudimentaires.	0	0

Dans le premier cas, la dissection était mauvaise, les œufs étant tout près d'être pondus.

Il faut noter que le pouvoir hémolytique des œufs de l'*Epeira cornuta* est, à nombre égal, bien plus faible que celui des œufs de l'*Epeira diademata*. Cela peut diminuer l'importance de l'imprégnation par des ovules crevés. Toutefois ces expériences avec l'*Epeira cornuta* donnent des résultats plus nets et ayant plus d'unité que celles avec l'*Epeira diademata.*

Le pouvoir hémolytique des ovules suit assez nettement, dans cette série, leur état de développement. — Il semble qu'ici le pouvoir hémolytique du lot reste puisse, lorsqu'il existe, être entièrement attribué aux ovules crevés qui l'imprègnent.

C. Essais avec *Zilla X-notata.*

Je fis sur cette espèce trois essais, portant sur trois individus de 110 milligrammes, 126 milligrammes et 120 milligrammes.

Pour les deux premiers, les deux lots ovules et reste hémolysèrent. Le pouvoir hémolytique du lot ovules fut au total un peu supérieur à celui du lot reste. En tenant compte des poids, cela faisait, pour les ovules, un pouvoir hémolytique bien plus considérable que celui du reste.

Pour le dernier, le lot ovules hémolysa beaucoup, le lot reste très peu.

§ 2. — Résumé et discussion.

Ces expériences sont loin d'avoir la netteté de celles qui les précèdent dans ce chapitre.

Les essais faits sur l'*Epeira cornuta* offrent cependant une série de résultats assez nets et homogènes.

La fragilité des ovules, surtout des ovules mûrs, leur éclatement pendant la dissection produit une cause d'erreur dont l'importance est variable avec chaque expérience et impossible à évaluer, même à beaucoup près.

C'est donc de l'ensemble des expériences, en négligeant souvent un peu le détail, qu'il faut dégager les résultats principaux :

1° Fait tout à fait certain : jamais une macération d'un céphalothorax avec les pattes ne contient d'arachnolysine.

2° Il apparaît nettement qu'au cours de leur développement les ovules s'enrichissent en arachnolysine. Le lot « ovules », qui n'en contient pas ou en contient fort peu quand les ovules sont rudimentaires, finit par en contenir des quantités considérables lorsqu'ils sont mûrs. De l'ensemble des essais, on peut d'ailleurs conclure que plus les ovules sont mûrs, plus ils contiennent d'arachnolysine, que l'on compare d'ailleurs les ovules à nombre égal ou à masse égale. Les données quantitatives sont assez grossièrement apparentes pour qu'on puisse l'affirmer avec certitude.

3° Il faut souligner le fait qu'il existe une petite différence entre l'hémolyse par ovules et celle par œufs pondus. Une macération d'œufs pondus, diluée, hémolyse d'autant moins qu'elle est plus diluée ; or il arrive, nous l'avons vu, qu'une macération d'ovules concentrée hémolyse moins que la même plus diluée. Il arrive très souvent qu'avec une dilution croissante le pouvoir hémolytique commence à croître jusqu'à un maximum pour décroître ensuite.

Il se peut qu'il y ait là un mélange d'arachnolysine et d'une substance antagoniste quelconque, contenue réellement dans les ovules ou fournie par les débris de tissus adhérents aux ovaires. En diluant les deux à la fois il est possible qu'un des

degrés de dilution réalise un optimum de puissance hémolytique.

Dans les œufs pondus il n'y aurait plus de substance antagoniste ou bien elle serait masquée par un grand excès d'arachnolysine. Le lot « reste » n'a jamais présenté de phénomène de cette nature.

Je tiens à signaler ces faits et à tenter de les expliquer, sans insister autrement.

4° Dans le cas des ovules extrêmement mûrs, il semble qu'il faille attribuer les propriétés hémolytiques du lot « reste » surtout aux ovules crevés. En tout cas, la quantité d'arachnolysine se trouvant dans les ovules est toujours très supérieure à celle qui pourrait se trouver dans le reste et, si l'on tient compte des masses respectives, la proportion est beaucoup plus considérable.

Quand les ovules sont moins mûrs, les dissections sont généralement meilleures ; il y aurait donc moins de chances de souiller le « reste » par des ovules crevés. Mais, d'autre part, les ovules crevés sont probablement les plus mûrs. — A ce stade, les lots « ovules » et « reste » ayant souvent des pouvoirs hémolytiques de même ordre, on ne peut rien conclure de bien net (surtout en ce qui concerne *Epeira diademata* et *Zilla X-notata*).

Dans le cas des ovules peu mûrs ou rudimentaires, les dissections sont encore meilleures. D'autre part les ovules les plus mûrs et les plus faciles à crever ont encore un pouvoir hémolytique bien faible. Cela fait que, lorsque le lot « reste » a un pouvoir hémolytique supérieur à celui du lot « ovules » (cela ne s'est jamais produit pour *Epeira cornuta*), il est difficile d'attribuer ce pouvoir hémolytique aux ovules crevés. Le lot « reste » semble bien contenir de l'arachnolysine lui appartenant en propre.

En résumé, il semble bien qu'au début du développement des ovaires, l'arachnolysine de l'araignée, quand il y en a, puisse se trouver en dehors d'eux. — Dans la suite, la localisation devient douteuse, mais il est certain qu'à la fin, le poison est surtout localisé dans les ovaires. Nous tirons ici cette conclusion uniquement de nos essais après dissection. Elle semble

hors de doute si l'on se rappelle les essais avec araignées ayant pondu.

L'arachnolysine, avant de se localiser dans les ovaires, pourrait donc fort bien être élaborée quelque part dans le corps de l'araignée, dans l'abdomen même pouvons-nous dire, puisque jamais le céphalothorax (y compris les pattes et les glandes à venin des chélicères) ne contient d'hémolysine. Sans pouvoir le démontrer, nous avons lieu de penser que cette élaboration se fait peut-être bien dans le foie.

Je crois inutile d'insister sur la part d'hypothèse que comportent ces dernières conclusions concernant l'élaboration de l'arachnolysine. — Le fait que les mâles ne contiennent pas d'arachnolysine serait en effet un argument en faveur de l'élaboration par l'ovaire. — Les essais de ce paragraphe sur la séparation des portions hémolysantes nous donnent en tout cas ces conclusions certaines :

L'apparition de l'arachnolysine coïncide avec le développement des organes génitaux femelles.

L'arachnolysine se localise peu à peu dans les organes génitaux femelles qui en contiennent d'autant plus qu'ils sont plus mûrs.

CONCLUSIONS SUR LA LOCALISATION DE L'ARACHNOLYSINE, TOXINE HÉMOLYTIQUE DES ÉPEIRIDES.

Nous pouvons résumer ainsi toutes les conclusions partielles des paragraphes de ce chapitre :

1° Les Épeires adultes femelles seules contiennent de l'arachnolysine.

2° La quantité d'arachnolysine contenue dans une Épeire est en raison directe de l'état de développement de ses organes génitaux.

3° L'arachnolysine se localise dans les organes génitaux (cela sans préjuger du lieu de son élaboration) ; elle est éliminée en totalité ou en presque totalité par la ponte.

4° La jeune Épeire contient l'arachnolysine de l'œuf qui lui donne naissance. L'hémolysine disparaît au cours de l'évolu-

tion de l'araignée et celle-ci en reste dépourvue jusqu'au moment où ses organes génitaux se développent.

Ces conclusions résultent nettement des faits exposés. La suivante est plutôt une hypothèse qu'une conclusion :

5° L'élaboration de l'arachnolysine peut très bien ne pas se faire dans l'ovaire. Il semble même qu'elle se fasse autre part dans l'abdomen, peut-être dans le foie, et que la toxine vienne imprégner les ovules, au fur et à mesure qu'ils mûrissent et se chargent de réserves.

Il y a lieu de faire, au sujet de ces résultats, un certain nombre de rapprochements avec des faits connus.

Et d'abord, avec les faits relatifs à la fixation de toxines sur les produits génitaux, principalement sur les ovaires. C. Phisalix (05-*a*) constate que les œufs de Vipère ont les mêmes propriétés toxiques que le venin de l'animal.

Cet auteur (05-*b*) fait la même observation pour les œufs d'Abeille. Dans ce cas, d'ailleurs, la toxicité est relativement beaucoup plus faible.

D'après plusieurs auteurs [voir Coutière (99) et Pellegrin (99)], il existe des poisons dans l'ovaire et les œufs de divers Poissons. La toxicité de l'ovaire augmente au moment de la reproduction.

Loisel (05-*a*, *b* et *c*) entreprend sur les ovaires ou les œufs de divers animaux (Oursin, Grenouille, Tortue, Poule, Canard, Chien) des essais de toxicité qui semblent lui montrer que le fonctionnement des ovaires s'accompagne de la présence, dans ces glandes, de substances toxiques dont la quantité et la virulence sont variables avec les animaux et avec l'époque de l'année.

Metchnikoff [cité par Matschinsky (00)], injectant de la toxine tétanique à des poules, trouve qu'elle se fixe avec une intensité beaucoup plus grande sur les glandes génitales que sur les autres organes.

Houssay (07) constate sur des poules qu'une intoxication prolongée par le régime carnivore a un retentissement profond sur la fécondité des œufs pondus. L'intoxication des organismes parents se transmet nettement aux produits génitaux.

D'après C. PHISALIX (03), chez les Crapauds femelles, au moment du frai, les toxines normalement sécrétées par les glandes cutanées se localisent dans l'ovaire et passent dans la ponte. Elles disparaissent ensuite au cours du développement du têtard et ne réapparaissent que lors du développement des glandes à venin.

C'est de cette dernière observation que se rapprochent le plus les faits que j'ai constatés. Il faut cependant noter cette différence que, pour les Crapauds, la toxine considérée a, en dehors de l'ovaire, un émonctoire habituel, tandis que l'arachnolysine n'apparaît qu'au moment de la maturité des ovules et ne semble s'éliminer nullement avant la ponte.

Le second point intéressant à remarquer est la coïncidence entre la présence de l'arachnolysine et celle du vitellus de l'œuf. Le poison apparaît dès que les ovules se remplissent de réserves et disparaît quand ces réserves sont consommées.

Or les subsances vitellines jouent un rôle considérable dans les phénomènes d'hémolyse.

Je rappellerai le rôle joué par la lécithine dans l'hémolyse par les venins. [Travaux divers sur les Serpents; de KYES (03) sur le Scorpion, de MORGENROTH et CARPI (06) sur l'Abeille.

C. DELEZENNE et Mlle S. LEDEBT (11-*b* et 12) ont même démontré que dans les mélanges hémolytiques « venin de Cobra + vitellus de Poule », le venin n'a qu'une action catalytique, tandis que la véritable substance hémolytique est un produit de transformation par catalyse des substances du vitellus.

Le vitellus a donc, dans ce cas, un rôle fondamental et non point un simple rôle d'adjuvant.

Étant donnés ces faits, je suis assez tenté d'attribuer au vitellus les propriétés hémolytiques de l'arachnolysine. Il se pourrait que la substance hémolytique soit un lipoïde ou un complexe de lipoïdes et de substances protéiques, faisant partie des réserves contenues dans l'œuf.

Les faits que nous venons d'exposer ne sont donc pas des faits isolés. On peut les rattacher, par analogie, à des faits expérimentaux connus.

DEUXIÈME PARTIE

PROPRIÉTÉS HÉMOLYTIQUES DES ŒUFS D'ARAIGNÉES

Pour étudier, chez les Araignées, les toxines hémolytiques analogues à l'arachnolysine des Épeires, nous pouvons, en nous basant sur les conclusions de la première partie, nous contenter de prendre les œufs de ces animaux. C'est ce que j'ai fait pour tous les essais qui vont suivre. Ce n'est qu'à défaut d'œufs pondus que j'employai exceptionnellement quelques femelles entières, mûres et à l'abdomen rempli d'ovules très avancés.

C'est sur les propriétés hémolytiques des œufs d'Araignées qu'ont porté le plus grand nombre de mes expériences. Je commençai par vérifier les recherches de Sachs et de Belonowski sur l'arachnolysine des Épeires et par tenter de les pousser un peu plus loin. Chemin faisant, je trouvai des faits nouveaux propres à éclairer le mécanisme de l'hémolyse par l'arachnolysine, faits qui attirèrent mon attention sur les œufs d'autres espèces d'Araignées. Je fus donc amené d'une part à approfondir la question du mécanisme hémolytique et d'autre part à rechercher l'analogue de ce que je trouvais chez les diverses espèces d'Aranéides que je pus me procurer dans des conditions favorables à l'expérimentation. — En me servant des notions acquises sur le mécanisme hémolytique, je préparai des sérums antihémolytiques, afin d'apporter encore d'autres éclaircissements au problème qui se posait sur la constitution de l'arachnolysine.

Étude générale de l'arachnolysine, étude du mécanisme par lequel elle produit l'hémolyse, production des sérums antihémolytiques, étude des propriétés hémolytiques des œufs de divers Aranéides, telles sont donc les rubriques sous lesquelles je puis classer tous les faits contenus dans cette partie de mon mémoire.

CHAPITRE PREMIER

PROPRIÉTÉS GÉNÉRALES DE L'ARACHNOLYSINE. TOXINE HÉMOLYTIQUE DES ÉPEIRIDES.

§ 1. — Travaux antérieurs. — Préliminaires.

Les premiers essais hémolytiques faits avec des toxines d'Araignées sont dus à Kobert (01).

En ajoutant à du sang défibriné de Chien (étendu par de l'eau salée) une macération de jeunes individus fraîchement éclos de *Latrodectus Erebus* Aud. (Karakurte), il constata une action hémolytique.

En dosant la matière organique contenue dans la macération, il vit que l'hémolyse était encore perceptible pour une concentration de cette matière organique égale à 1/127.000. Il vit également que cette macération, ajoutée à du sang de Cheval, en activait la coagulation et empêchait la rétraction du caillot (même à la concentration : 1/60.000).

Kobert répéta les mêmes essais de coagulation avec des macérations d'*Epeira diademata* (jeunes individus). Il constata les mêmes effets sur le sang de Cheval : accélération de la coagulation et empêchement de la rétraction du caillot. Un essai destiné à rechercher l'action hémolytique de l'extrait d'Épeire montra qu'il en existe bien une, mais qu'elle est inférieure à celle des extraits de *Latrodectus*. — Kobert ne dit point quelle espèce de globules fut employée. Chien ? Cheval ? Il y a lieu de remarquer en tout cas que ces deux espèces de globules se classent, comme nous le verrons, parmi les globules insensibles à la toxine d'Épeire.

Kobert n'étudia pas ses toxines en les considérant comme hémolysines ; il s'attacha presque uniquement aux effets d'intoxication sur des animaux. C'est donc au début de la 3e partie de ce travail que je donnerai le détail de sa technique. Je crois cependant utile d'indiquer ici ses essais sur les propriétés chimiques de ses toxines :

Une macération de Karakurte faite à l'eau physiologique, bouillie une demi-minute, acidulée par une trace d'acide acétique et bouillie à nouveau, est filtrée ; le coagulum est bien lavé à l'eau. Le filtrat, neutralisé et injecté, ne produit aucune intoxication. — Même résultat par ébullition sans addition d'acide. — Un excès d'alcool absolu altère puis détruit la propriété toxique. — Kobert essaie de purifier sa toxine par les procédés usuels de précipitation des albuminoïdes et par précipitation au sel de Saturne : toujours grand affaiblissement. Des essais par digestion peptique et par diffusion échouent à cause de l'infection microbienne. — Des araignées desséchées à 100° ne contiennent plus de toxine. La simple dessiccation à l'air détruit la toxine très lentement (plusieurs années).

Des macérations d'œufs de Karakurte sont inactivées presque complètement par un chauffage de 7 heures à 44° et complètement par 1 heure à 50° ou une minute d'ébullition. Les œufs exposés, à sec, pendant 2 heures à 100° perdent tout pouvoir toxique. — En précipitant une solution par l'alcool-éther et en filtrant, on obtient un filtrat inactif. — Des digestions trypti-ques, mal faites à cause des bactéries, semblèrent cependant affaiblir les solutions.

Des macérations d'*Epeira diademata* sont additionnées d'un grand excès d'eau distillée. Il se précipite une globuline qui, bien lavée, redissoute dans l'eau salée à 10 p. 100 et étendue pour l'injection, est tout à fait inactive : tout est dans le filtrat. — Des précipitations sont effectuées dans ce filtrat avec du ferrocyanure de potassium et de l'acide acétique ; d'autres fois on opère par saturation au moyen de sel de cuisine et précipitation au moyen d'acide acétique. En agissant rapidement, on arrive à avoir un précipité qui, redissous, est encore toxique pour des chats, quoiqu'il y ait perte d'activité. — Kobert pense que le support du poison est une albumine ; après précipitation le filtrat ne contient rien. — Le poison d'Épeire est moins sensible à la dessiccation par le vide à froid ou par l'étuve que celui de Karakurte. — Il n'est point dialysable.

Sachs (02) étudie l'hémolysine de l'extrait d'Épeire et lui donne le nom d'arachnolysine.

TABLEAU DE SACHS.

ARACHNOLYSINE (Solution mère : araignée de 1gr,4 broyée dans 5 cent. cubes d'eau salée).		ACTION HÉMOLYTIQUE DE L'ARACHNOLYSINE SUR LE SANG DE									
		LAPIN.	RAT.	SOURIS.	HOMME.	BOEUF.	OIE.	COBAYE.	CHEVAL.	MOUTON.	CHIEN.
1/1000...........	1,0	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	Hemolyse complète.	Hémolyse forte.	0	0	0	0
	0,75	»	»	»	»	Presque complète.	»	Aucune hémolyse, même avec des doses plus fortes.			
	0,5	»	»	»	»	Forte.	»				
	0,35	»	»	»	Presque complète.	Faible.	»				
	0,25	»	»	Presque complète.	»	Traces.	»				
	0,15	»	»	»	Moyenne	0	»				
1/10000..........	1,0	»	»	»	»	»	»				
	0,75	Presque complète.	Presque complète.	Forte.	Faible.	»	Moyenne				
	0,15	Forte.	Forte.	»	Traces.	»	»				

Un individu d'*Epeira diademata* (poids : 1gr,4) est broyé dans 5 cc. de NaCl à 10 p. 100 contenant un peu de toluène. — 24 heures à la glacière. Puis addition d'eau jusqu'à 25 cc. et centrifugation.

Les essais hémolytiques ont lieu en ramenant toutes les doses à 1 cc. et en ajoutant 1 cc. d'une émulsion à 5 p. 100 de globules lavés. Les tubes à essais restent 2 heures à l'étuve à 37° et sont mis à la glacière jusqu'au lendemain.

Avec des doses fortes, l'effet hémolytique est immédiat sur les globules sensibles.

Les essais de Sachs sur divers sangs sont résumés dans le tableau ci-dessus (voir page 41) :

L'auteur considère l'arachnolysine comme très active et tend à la classer parmi les toxines. Cette opinion est confirmée par la thermolabilité de l'hémolysine ; il faut, pour la détruire, une température plus élevée que pour les autres toxines hémolytiques :

40 minutes à 56°..................	Rien.
40 » 60°..................	Affaiblissement léger.
40 » 70°-72°..............	Destruction.

L'arachnolysine se conserve très bien dans la glycérine.

Les sérums, chauffés à 56°, d'Homme, de Lapin, de Cheval, de Porc, de Chien, de Rat, de Cobaye, de Chèvre, de Mouton, de Bœuf, d'Oie et de Pigeon n'ont, d'après Sachs, aucune action empêchante sur l'hémolyse par l'arachnolysine.

Sachs étudie ensuite, guidé par la théorie des chaînes latérales d'Ehrlich, la fixation de la substance par les globules sensibles ou insensibles.

Les globules insensibles ne la fixent nullement. — Pour les globules sensibles, l'épreuve est plus difficile, à cause de la solubilité même de ces globules ; il faut des globules assez stabilisés pour échapper à l'hémolyse, mais ayant conservé leurs propriétés chimiques.

Sachs prépare ces stromas globulaires en chauffant du sang 1/2 heure à 54°-60° et en étendant ensuite par 6 à 10 volumes d'eau. Il resale et centrifuge. Après lavage, les stromas sont prêts à être employés. De tels stromas conservent leurs « récepteurs ». Ils fixent l'hémolysine des sérums et

peuvent donner, par inoculation, des anticorps. Des témoins étaient faits avec un sang insensible.

Dans ces conditions, des stromas de Cobaye ne fixent nullement l'hémolysine, tandis que ceux de Lapin l'absorbent. L'auteur (03 — *note infrapaginale*) considère d'ailleurs cette fixation comme une simple liaison, sans emploi de l'arachnolysine : si l'on fait digérer à 40° des stromas fortement chargés d'arachnolysine avec du sang neuf de la même espèce, il y a hémolyse. Sachs considère tous ces faits comme en accord avec la théorie d'Ehrlich.

Sachs démontre encore la nature « toxine » de l'arachnolysine en immunisant un cobaye et en obtenant un sérum antihémolytique (0cc,0025 protègent 0cc,05 de globules de Lapin contre la dose minima donnant hémolyse complète).

Sachs identifie son hémolysine avec la « toxalbumine » définie par Kobert (voir début de la 3e partie) dans son *Lehrbuch der Intoxikationen* (édition de 1893).

Dans un article ultérieur (03), Sachs étudie la sensibilité des globules aux divers âges de l'animal qui les fournit.

Des globules de fœtus de Vache et des globules de jeunes Lapins nouveau-nés se montrèrent, à des degrés divers, moins sensibles que les globules d'animaux adultes de même espèce. Chez la Poule, la différence n'est pas seulement quantitative : les globules de poussin fraîchement éclos sont tout à fait insensibles à l'arachnolysine (aucune action par 0cc,1 de toxine alors que 0cc,00025 hémolysent complètement le sang de l'adulte). Les globules non sensibles de poussin ne fixent pas la toxine. — Sachs pense à un manque de « récepteurs ».

Déjà au 4e jour de la vie libre, il n'y a plus résistance absolue. De fortes quantités de toxine donnent une hémolyse, après une assez longue incubation. Puis suit une période de six jours pendant lesquels, à la même concentration que pour des hématies adultes, la toxine agit plus ou moins fortement sur les jeunes globules ; même avec de fortes doses, il reste toujours une part de globules qui est tout à fait insensible. Sachs pense qu'il s'agit là d'hématies initiales qui ont subsisté, tandis que les hématies de nouvelle formation sont sensibles. — Après quinze jours ou trois semaines, aucun

TABLEAU DE BELONOWSKI.

TENEUR de la solution en arachnolysine.	ACTION HÉMOLYTIQUE DE L'ARACHNOLYSINE SUR LE SANG DE :												
	LAPIN.	SINGE.	BOEUF.	RAT.	POULE.	CHÈVRE.	SOURIS.	HOMME.	COBAYE.	MOUTON.	PIGEON.	GRENOUILLE.	CHIEN.
0,1	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	Hémolyse complète.	0	0	0	0	0
0,05	»	»	»	»	»	»	»	»	0	0	0	0	0
0,025	»	»	»	»	»	»	»	»	0	0	0	0	0
0,01	»	»	»	»	»	»	»	Presque complète.	0	0	0	0	0
0,005	»	»	»	»	»	»	Presque complète.	Forte.	0	0	0	0	0
0,0025	»	»	»	»	»	Presque complète.	»	»	0	0	0	0	0
0,001	»	»	Presque complète.	Presque complète.	Moyenne.	Traces.	Forte.	Moyenne.	0	0	0	0	0
0,0005	Forte.	Faible.	Traces.	Traces.	Faible.	0	Moyenne.	Traces légères.	0	0	0	0	0
0,00025	Moyenne.	0	0	»	Traces.	0	Traces.	Traces.	0	0	0	0	0
0,0001	Faible.	0	0	»	»	0	0	»	0	0	0	0	0
0,00005	Traces.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0,000025	Presque 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Contrôle.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

globule résistant ne subsiste plus et le sang devient normalement sensible.

Dans une volumineuse étude, BELONOWSKI (07) examine les rapports des toxines avec les éléments cellulaires de l'organisme, c'est-à-dire la fixation d'une toxine sur les diverses cellules d'un animal. Il choisit comme toxine l'arachnolysine et fait à ce sujet de nombreuses observations sur elle. — La question de la fixation, importante pour BELONOWSKI parce qu'elle touche à la théorie d'EHRLICH, ne se rapportant pas directement à mon travail, j'insisterai surtout sur les autres parties du mémoire. Voici les points principaux à retenir :

1. — Il y a de grosses différences de sensibilité entre les divers sangs. L'auteur reprend et complète les essais de SACHS. Les résultats sont exposés dans le tableau ci-dessus (voir page 44) ; l'arachnolysine était constituée par un extrait à l'eau salée fait suivant les indications de SACHS. — BELONOWSKI note l'opposition entre espèces relativement voisines (Lapin et Cobaye, Poule et Pigeon, Chèvre et Mouton).

2. — Chez certaines espèces (Bœuf, Chèvre), presque tous les globules ont la même sensibilité. Chez d'autres (Lapin, Homme), on constate de grandes différences. Le sang de Lapin nouveau-né contient des globules tout à fait insensibles à côté de globules très sensibles. Même chez les animaux adultes d'espèces sensibles, on trouve au microscope des globules isolés qui restent intacts.

3. — Les globules de Chèvre, insensibles, montrent au microscope, sous l'influence de l'arachnolysine, des changements qui consistent en la sortie de corpuscules arrondis, sans autre altération apparente du globule.

4. — Comme l'avait établi SACHS, les stromas des globules sensibles fixent l'arachnolysine, ceux des insensibles ne la fixent pas. BELONOWSKI essaie des stromas préparés d'après SACHS; il essaie aussi des stromas préparés d'après PASCUCCI.

On décante du sang défibriné et on ajoute aux globules 10 à 20 volumes de sulfate d'ammoniaque à 1/5 de saturation. On laisse reposer, on décante, on centrifuge et on étale la bouillie globulaire sur de la

porcelaine pour la dessécher. On met ensuite la masse sèche dans l'eau distillée : la matière colorante se dissout et les stromas vont au fond. On décante tant que le liquide est coloré et on lave, pour finir, les stromas sur filtre.

Les stromas, préparés des deux façons précédentes, ne fixent qu'une faible partie de la dose de toxine qui correspondrait à l'hémolyse d'une même masse de sang.

Belonowski prépare des stromas par broyage de globules avec du sable. Il obtient ainsi une fixation bien meilleure.

5. — Quand on prépare des stromas par la méthode de Sachs, une partie des « récepteurs » va dans le liquide surnageant, qui devient capable de fixer de la toxine.

6. — Lors de l'hémolyse, il y a perte d'arachnolysine et la quantité perdue est plus grande que la quantité de toxine juste nécessaire pour l'hémolyse du sang employé. — Après fixation par les stromas des globules, l'auteur ne peut déceler la présence de l'arachnolysine ni par macération de ceux-ci avec de l'eau salée, ni par broyage, ni par mélange avec du sang frais : une fois liée, l'arachnolysine perd complètement ses propriétés. Cela est contraire à l'opinion de Sachs (03 — *note infrapaginale*) ; il est toutefois vraisemblable que des stromas ne peuvent céder d'arachnolysine à des globules neufs surajoutés que lorsqu'ils ont été traités par une très grande quantité de cette toxine.

La fixation à des globules frais suit l'hémolyse, parallèlement. Le chauffage à 61°-62° empêche notamment la fixation. — A 0°, le sang de Lapin est hémolysé, le sang de Chèvre ne présente que des traces d'hémolyse. Les degrés de fixation correspondent exactement aux degrés d'hémolyse. — Belonowski voit là une preuve de la nature simple de la toxine, car à 0°, avec une hémolysine complexe, l'ambocepteur est seul fixé et il n'y a pas d'hémolyse.

7. — La lécithine n'a aucune influence sur l'hémolyse par l'arachnolysine. La cholestérine l'empêche. Il y a lieu de penser qu'au cours de la fixation et de l'action de l'hémolysine, il y a mise en rapport de celle-ci avec la cholestérine des hématies. — Le glycogène et l'urée abaissent également le pouvoir hémolytique de l'arachnolysine.

8. — Il n'existe aucun rapport entre la réceptivité des glo-

bules et une action antihémolytique du sérum correspondant. Le sérum de Pigeon seul possède une action antihémolytique prononcée.

9. — Les leucocytes du Cobaye subissent, de la part de l'arachnolysine, une action se manifestant par : changements morphologiques, tendance à l'agglutination et perte du pouvoir phagocytaire. Il y a en même temps fixation du poison. Il est remarquable que les leucocytes du Cobaye possèdent des « récepteurs », tandis que ses érythrocytes en sont dépourvus.

10. — Des extraits de foie, de rate et de muscle (Lapin, Cobaye, Souris, Chat et autres animaux) neutralisent l'hémolysine. Des extraits de cerveau, de testicule et de rein n'ont aucune action analogue (cerveau de Lapin, Cobaye, Chat) ou n'en ont qu'une très faible (rein de ces animaux, cerveau de Souris). La répartition des « récepteurs » dans les divers organes des diverses espèces animales est donc différente. Le chauffage à 60° supprime la faculté de liaison des extraits d'organes ; il est impossible de libérer l'arachnolysine fixée.

11. — La toxicité que possèdent les solutions d'arachnolysine, lorsqu'on les injecte dans le corps d'animaux (Souris), est conservée tout entière, même après suppression du pouvoir hémolytique, lors du traitement par des hématies ou des extraits d'organes. Des gels et dégels répétés de l'arachnolysine suppriment la propriété hémolytique et conservent la toxicité générale. Même résultat par le développement de bactéries dans la solution. BELONOWSKI considère les trois ordres de faits précédents comme preuves de ce que l'arachnolysine comprend deux parties : une hémolytique et une toxique.

12. - Le sérum de lapins immunisés ne montre point de parallélisme entre son action antihémolytique et son action antitoxique.

Les liaisons de l'arachnolysine avec les globules, les émulsions d'organes et le sérum spécifique sont des liaisons de même nature : antitoxique.

Le sérum d'un lapin, immunisé avec de l'arachnolysine préalablement traitée par des émulsions d'organes, montre une action antihémolytique moindre et une action antitoxique plus forte.

13. — On a tout lieu de croire à l'existence, dans l'arachnolysine, d'une toxine générale à côté de l'hémolysine.

14. — Les hématies d'animaux fortement immunisés sont beaucoup moins sensibles à l'arachnolysine que des hématies normales.

15. — Conclusion générale : la liaison de l'arachnolysine avec des globules ou des extraits d'organes est identique à celle avec l'antitoxine. Dans les deux premiers cas, il faut envisager la présence de « récepteurs » qui correspondraient à l'antitoxine.

Nous reviendrons sur un certain nombre de ces résultats pour les comparer aux nôtres et nous retiendrons surtout l'hypothèse de la dualité de l'arachnolysine (substance hémolytique et substance toxique). — Nous discuterons cette hypothèse dans la troisième partie de ce travail.

Sachs et Belonowski avaient, comme nous venons de le voir, étudié souvent en grand détail les propriétés générales de l'arachnolysine telles que : activité, effet sur les divers sangs, action d'influences variées, etc.. Si j'ai approfondi un certain nombre de sujets traités par ces auteurs, il en est d'autres par contre pour lesquels je n'ai pas repris d'études minutieuses, qui n'auraient fait que préciser et compléter un peu les données établies, sans autre intérêt. Je me suis contenté, dans ces cas, de quelques vérifications rendues nécessaires par ce fait que l'arachnolysine des auteurs cités était le plus souvent fournie par l'araignée en bloc, tandis que je ne prenais que les œufs. — Je n'ai d'ailleurs pas trouvé de grandes discordances.

Je récoltais les cocons d'*Epeira diademata* à l'automne, surtout à la fin d'octobre et au début de novembre.

Au moment où elle va déposer sa ponte unique, l'Epeire se rapproche des maisons et elle pond généralement en des lieux âbrités, dans des encoignures ou sous des corniches. Le cocon, étroitement fixé au support par de nombreux fils, se présente sous la forme d'une petite boule de fils très enchevêtrés : la bourre est d'un jaune vif ou d'un jaune verdâtre. On aperçoit à travers les fils la masse sphérique ou ovoïde des œufs. Ceux-ci, très cohérents, sont de couleur jaune orangée ; ils sont subsphériques, un peu déformés par pression réciproque et leur

diamètre moyen est d'environ 1 millimètre. Ils sont mats à cause de la présence d'une sorte d'efflorescence. Leur coque est très mince et, une fois crevée, elle laisse se répandre tout le contenu de l'œuf. — Je n'insiste pas autrement sur la structure de l'œuf : on peut consulter à ce sujet le mémoire très descriptif de BALBIANI (73).

Le poids d'un œuf fraîchement pondu est variable, mais entre des limites très rapprochées. Le plus souvent il est d'environ 2/3 de milligramme ; exceptionnellement, il peut atteindre jusqu'à 0^{mgr},8. — Le nombre des œufs contenus dans un cocon est loin d'être constant. J'ai trouvé un cocon de 42 mgr., un autre de 660 mgr. ; le nombre d'œufs peut donc varier d'une cinquantaine à un millier. — Des araignées de même taille peuvent d'ailleurs pondre des cocons de poids très différents (par exemple, deux araignées de 10 mm., pesant après la ponte 104 et 106 mgr., pondirent des cocons pesant respectivement 95 et 216 mgr.). D'après LÉCAILLON (07), que nous avons déjà cité à propos du nombre des pontes, le nombre des œufs par cocon est également sous la dépendance immédiate des conditions d'alimentation dans lesquelles s'est trouvée la mère.

Placés à la glacière, les œufs d'Épeire se conservent intacts plusieurs mois. Ils ne subissent aucune altération dans leurs propriétés chimiques ; leurs propriétés vitales se conservent également puisque, replacés à la chaleur après un long séjour à la glacière, ils évoluent et éclosent.

§ 2. — Effet hémolytique des œufs d'*Epeira diademata* sur les sangs de diverses espèces animales.

J'ai essayé l'action de lots de 5 œufs d'Épeire (1 œuf : env. 2/3 de milligramme) sur divers sangs, à titre de vérification. — Voici le tableau résumant les résultats :

Sensibilité des sangs à l'arachnolysine
(Sang sensible = +).

Cheval.	Porc.	Mouton.	Cobaye.	Chien.	Pigeon.	Canard.	Poule.	Homme.	Bœuf.	Lapin.	Souris (noire).	Rat (blanc).
0	0	0	0	0	0	+ faiblement.	+	+	+	+	+	+

Les résultats concordent avec ceux de SACHS et de BELONOWSKI. Pour le sang de Canard, l'effet ne dépasse pas le stade de l'hémolyse avancée.

Dans mes essais, les sangs qui se sont montrés plus sensibles sont ceux de Rat, de Lapin et de Poule.

Voici quelques résultats concernant les limites inférieures :

Rat... Hémolyse complète avec 1/64 d'œuf.
» Hémolyse encore très avancée avec 1/512.
Lapin. Hémolyse complète avec 1/8 d'œuf.
» Hémolyse encore très avancée avec 1/512.
Poule. Hémolyse complète avec 1/4 d'œuf.
» Hémolyse encore très avancée avec 1/32.

Pour le Bœuf, on a hémolyse complète pour des doses variant entre 1/4 et 1/8 d'œuf ; début d'hémolyse pour des doses autour de 1/16 d'œuf.

J'ai aussi remarqué, comme BELONOWSKI, que, dans une série de dilutions, il y a pour le sang de Lapin de nombreux degrés entre l'hémolyse complète et l'hémolyse nulle ; avec le sang de Bœuf au contraire, il y a cessation presque brusque quand on passe d'une dose donnant une hémolyse encore très forte à la suivante, qui est généralement la dose moitié.

Le sang de Bœuf se montra extrêmement régulier comme sensibilité. Cette raison, jointe à d'autres raisons de commodité, me le firent choisir comme réactif habituel. Une seule fois, j'eus à opérer sur un sang de Bœuf dont une partie des globules résista à l'hémolyse (phénomène signalé par SACHS et BELONOWSKI pour de jeunes animaux et pour certains animaux adultes). Ce fut la seule irrégularité constatée. — Le sang d'un veau de deux mois et demi se montra identique à celui d'un bœuf ayant l'âge moyen des bœufs de boucherie (environ 4 ans).

§ 3. — Solubilité.

Les macérations dont je me servais étaient le plus généralement des macérations à l'eau salée ; d'autres (surtout celles à détruire par la chaleur) étaient faites à l'eau distillée.

L'arachnolysine est très soluble dans l'eau salée. A partir d'une

salure même très faible, il semble ne pas y avoir grande influence de la salure sur la solubilité. — Les macérations d'œufs d'Épeire à l'eau salée présentent un léger trouble blanchâtre. — Elles se conservent longtemps lorsqu'elles sont assez concentrées (par exemple 3 à 5 œufs par centimètre cube) et mises à la glacière. Quand elles sont diluées, leur puissance hémolytique diminue assez vite. Les solutions à 1/4 d'œuf par centimètre cube baissent par exemple très rapidement.

Les macérations à l'eau distillée sont, à nombre d'œufs égal, beaucoup plus faibles que les solutions à l'eau salée. Il m'est même parfois arrivé, avec un nombre d'œufs qui aurait donné avec l'eau salée une macération très forte, d'avoir une solution tout à fait inactive. La question se posait de savoir s'il s'agit d'une solubilité réellement moins grande de l'arachnolysine dans l'eau distillée ou d'une action affaiblissante de la dessalure ; il semble bien que celle-ci joue un rôle très important.

Une forte macération à l'eau physiologique, dialysée au collodion, puis resalée, se montre extrêmement affaiblie. Or d'autres expériences nous prouvent qu'aucune des substances que nous employons ne dialysent au collodion. C'est donc que la dessalure affaiblit l'arachnolysine. Une solution à 1/4 d'œuf par centimètre cube d'eau physiologique est dialysée 16 heures, puis étendue par de l'eau distillée jusqu'à 1 œuf par centimètre cube : elle est devenue complètement inactive. Dans ce cas, l'effet de la dessalure va jusqu'à la destruction totale. — Ces résultats deviendront intéressants au moment où nous nous occuperons de l'effet du gel.

Des macérations desséchées et reprises par l'eau salée sont encore hémolytiques.

Des macérations d'œufs dans l'alcool à 40°, à 70°, à 100°, desséchées et reprises par l'eau salée, sont inactives. — Même résultat pour des macérations à l'acétone.

Des macérations au chloroforme traitées de la même façon sont un peu actives.

Si l'on écrase des œufs d'Épeire sur du papier filtre, qu'on dessèche et qu'on épuise ensuite par l'alcool méthylique, le liquide obtenu, desséché, repris par très peu d'alcool méthylique et étendu par de l'eau salée, est inactif.

Les œufs desséchés et conservés ainsi plusieurs mois gardent leurs propriétés intactes.

§ 4. — Action de la chaleur.

Les macérations d'œufs d'Épeire sont détruites par la chaleur. Je donnerai, sous forme de tableau, quelques résultats numériques d'essais de destruction. Je ne disposais, pour le chauffage, que d'étuves assez difficilement réglables pour les températures utilisées. Je tâchais de réduire au minimum le temps de mise en équilibre par l'emploi de quantités de liquide petites, mises dans des tubes très minces. Il ne faut toutefois pas considérer les temps que je donne comme absolument exacts, surtout les temps courts. L'écart peut cependant être évalué comme très faible pour les temps longs avec prélèvements très espacés, ce qui était généralement le cas. Quoi qu'il en soit d'ailleurs, la part d'inexactitude possible des temps indiqués ne changera en rien les conclusions générales.

I. — *Macérations d'œufs d'Épeire à l'eau physiologique.*

Nombre d'œufs par cc.	Température.	Temps de chauffage.	Résultat (+ signifie inactivation complète).
10...........	Ébullition.	10 minutes	+
10...........	61°-63°	8 heures	+
10...........	61°-63°	8 heures	+
10...........	61°-63°	6 h. 10	non
10...........	60°-62°	6 heures	non
10...........	61°-62°	4 h. 1/2	non
10...........	61°	2 heures	+
1/2..........	60°-61°	10 minutes.	+

II. — *Macérations d'œufs d'Épeire à l'eau distillée.*

Nombre d'œufs par cc.	Température.	Temps de chauffage.	Résultat (+ signifie inactivation complète).
10..........	Ébullition.	15 minutes.	+
10...........	79°-81°	1 h. 1/4	+
20...........	75°-77°	1 h. 10	+
10...........	72°-73°	1 h. 20	+
10...........	61°-63°	4 h. 1/2 + 1 h. 40	+
10...........	61°-63°	4 h. 1/2	non.

Nombre d'œufs par cc.	Température.	Temps de chauffage.	Résultat (+ signifie inactivation complète).
10..........	61°-63°	3 heures.	+
10..........	61°-62°	2 h. + 35 min.	+
10..........	61°-62°	2 heures.	non.
10..........	61°-62°	2 heures.	+
10..........	61°	2 heures.	+
10..........	61°-62°	1 h. 45	+
20..........	60°-61°	1 h. 45	+
5..........	62°-63°	1 heure.	+
10..........	60°	2 heures.	non.
10..........	58°-61°	2 heures.	+
10..........	56°-58°	2 heures 1/4	non.

Comme il fallait nous y attendre d'après ce que nous avons dit au sujet de la solubilité, les macérations à l'eau distillée sont bien plus sensibles à l'action de la chaleur que celles à l'eau salée. Il faut évaluer à 6-8 heures d'étuve à 62° le temps nécessaire pour inactiver une macération moyenne à l'eau salée (10 œufs par centimètre cube) ; pour une macération à l'eau distillée, 2-3 heures d'étuve à 62° suffisent.

L'arachnolysine suit la loi commune aux corps de nature « toxine » : elle est détruite par un chauffage d'autant plus court que la température est plus élevée.

§ 5. — Effet de la réaction du milieu.

A. — Action des acides.

Nous verrons par la suite que j'aurai fréquemment à me servir d'arachnolysine traitée par un acide. Aussi ai-je étudié de façon plus approfondie l'action des acides et notamment des acides minéraux forts.

La technique était généralement la suivante : mettre pendant quelques instants la toxine dans un milieu présentant une acidité déterminée, puis neutraliser par du carbonate de soude et essayer la puissance hémolytique du liquide. Bien entendu il fallait ramener à la fin la salure à 8,5 ou 9 p. 1000.

Pour l'acide chlorhydrique, le produit de la neutralisation était du chlorure de sodium, tout à fait inactif. Toutefois,

lorsque les solutions étaient très concentrées, il fallait en tenir compte pour la salure. Lorsqu'il s'agissait d'un acide autre que l'acide chlorhydrique, il fallait tenir compte du produit formé non seulement pour la tonicité; mais encore pour l'action hémolytique directe ou l'action empêchante qu'il aurait pu avoir. Je fis toujours des témoins dans lesquels je ne mettais pas de toxine ou bien dans lesquels je mettais la toxine après le mélange de l'acide et du carbonate, ces deux dernières substances étant à la concentration maxima employée dans l'expérience. J'employais des solutions déci et centi normales. — Si équivalentes qu'aient pu être les solutions, il existait cependant toujours un écart, assez faible pour être négligé dans des expériences courantes de chimie et assez fort pour intervenir dans ces essais physiologiques. Il arrivait parfois que, la solution d'acide étant un tout petit peu trop forte, il restait après neutralisation une acidité résiduelle pouvant jouer un rôle. Ce fait me fut décelé par des témoins, lors de l'emploi de solutions N/10; pour les solutions N/100, l'écart était tout à fait négligeable.

Je constatai que le carbonate de soude, même à concentration relativement forte, n'avait aucune action hémolytique directe ni aucune action empêchante vis-à-vis de l'arachnolysine (tout au plus une très légère action activante). Je pris donc, dans les expériences les plus récentes, la précaution de mettre un léger excès de carbonate, soit en ajoutant à chaque tube un même excès, soit plutôt en employant le carbonate à la concentration $\frac{N}{10}$ (1 + 1/4) ou $\frac{N}{100}$ (1 + 1/4) au lieu de N/10 et N/100. Je supprimais ainsi la cause d'erreur introduite par un excès possible d'acidité. Des essais préliminaires au carbonate et des tubes témoins nombreux, de constitution variée, me renseignèrent toujours sur la rectitude de ma technique.

Avant de donner globalement les résultats obtenus, je donnerai à titre d'exemple, deux procès-verbaux d'essais :

1° Essai de l'action de HCl sur une macération d'œufs d'Épeire contenant 1/4 d'œuf par 1/2 cc. d'eau salée. Neutralisation par le carbonate de soude. Solutions N/100 (l'écart d'équivalence des solutions est donc négligeable).

Nombres de gouttes (1/20 de cc.) :

	Tube n° 0.	N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4.	N° 5.	N° 6.
HCl N/100..........	0	1	2	3	4	5	6
Eau distillée.........	6	5	4	3	2	1	0
Eau salée à 17 p. 1000.	5	5	5	5	5	5	5
Macération..........	10	10	10	10	10	10	10

A ce moment, il y a partout 1/4 d'œuf dans 1 cc. (à très peu près) d'eau salée à 8,5 p. 100, avec des quantités variables d'HCl. Après 3 minutes, je continue :

CO^3Na^2 N/100........	0	1	2	3	4	5	6
Eau distillée.........	6	5	4	3	2	1	0
Eau salée à 17 p. 1000.	5	5	5	5	5	5	5
Emulsion de globules de Bœuf à 10 p. 100.	10	10	10	10	10	10	10

Après 20 minutes. — Tubes Nos 0 et 1 : hémolyse très avancée. — 2 : avancée.

Après 3 h. 15. — 0, 1, 2 : complète. — Autres : nulle.

Lendemain. — 0, 1, 2 : complète. — Autres : nulle.

La destruction a donc eu lieu, pour 1/4 d'œuf par cc. lorsque le centimètre cube contenait une quantité d'acide chlorhydrique comprise entre 2 et 3 fois 1/20 de cc. d'une solution N/100.

La destruction a lieu pour une concentration comprise entre $\frac{2\,N}{2000}$ et $\frac{3\,N}{2000}$, en somme vers $\frac{N}{1000}$.

2° Action de l'acide lactique sur une macération à 1 œuf par 1/2 cc. d'eau salée. — Neutralisation par le carbonate de soude. Solutions N/10. Ici l'inéquivalence des solutions peut jouer. J'ajoute donc partout un excès de 1/20 de cc. de carbonate N/40.

De plus, il faut tenir compte de ceci :

1 cc. d'acide N/10 + 1 cc. de carbonate N/10 donnent 2 cc. de lactate N/20. Cela correspond comme tonicité à de l'eau salée à $\frac{23+35{,}5}{20}=$ environ 3 gr. par litre. Pour ramener à 9 p. 1000, il faudrait ajouter un égal volume d'eau salée à 15 gr. par litre : j'ajoutai 1/2 volume d'eau salée à 30 p. 1000. Voici la marche de l'essai ;

Nombres de gouttes (1/20 de cc.) :

	Tube N° 0.	N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4.	N° 5.	N° 6.	N° 7.	N° 8.	N° 9.	N° 10.
Acide lactique N/10	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Eau salée à 9 p. 1000	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
Macération.......	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
CO^3Na^2 N/10 (après repos de 10 m.).	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Eau salée à 30 p. 1000	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Eau salée à 9 p. 1000	20	18	16	14	12	10	8	6	4	2	0
CO^3 Na^2 N/40....	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Fait des témoins ainsi constitués :

Nombres de gouttes (1/20 cc.) :

	Témoin I.	II.	III.	IV.
Acide lactique N/10...	10	10	10	10
CO^3Na^2 N/10.........	10	10	10	10
Eau salée à 30 p. 1000.	10	10	10	10
CO^3Na^2 N/40.........	—	1	—	1
Macération...........	10	10	10	—
Eau salée à 9 p. 1000..	—	—	—	10

Mis dans chaque tube 1 goutte d'une émulsion de globules de Bœuf correspondant à du sang pur.

Après 2 h. 50 :

Tubes n°s 0 et 1 : hémolyse complète. — N°s 2 à 10 : nulle.

Tubes I et II : hémolyse complète. — III et IV : nulle.

Le lendemain, même état.

Les témoins ont bien donné ce qu'on pouvait prévoir si la technique était correcte.

La destruction a lieu, pour 10 œufs par cc., lorsque le cc. contient une quantité d'acide lactique comprise entre 1 et 2 fois 1/20 de cc. N/10, c'est-à-dire pour une concentration à peu près N/200.

L'expérience répétée donna un résultat identique.

Il fallait, comme contrôle, voir si c'est bien la concentration qui importe, ou s'il y a une simple question de quantité. Je vérifiai de la façon suivante :

Fait une macération contenant 10 œufs par cc.

Fait deux tubes :

N° 1. — 1/2 cc. macération + 1/2 cc. eau salée.

N° 2. — 1/2 cc. macération + 2^{cc},5 eau salée.

Mis dans chacun la même quantité de HCl, 1/20 de cc. N/10. Neutralisé par 1/20 de cc. CO^3Na^2 de même titre.

Ajouté 2 cc. d'eau salée au n° 1 et mis 1 goutte de sang pur (lavé) dans chaque tube.

2 s'hémolyse immédiatement. 1 reste intact.

C'est donc la concentration qui intervient seule.

J'ai essayé des acides minéraux forts (acide chlorhydrique, acide nitrique, acide sulfurique) et des acides organiques (acide acétique et acide lactique). On trouvera ci-dessous le tableau des résultats. L'action de l'acide avant neutralisation était toujours effectuée sous volume constant : 1 centimètre cube. Les chiffres

indiquent les nombres de gouttes (1/20 de centimètre cube) d'acide que doit contenir ce centimètre cube pour que la toxine soit détruite, autrement dit les seuils de destruction.

	Nombre d'œufs.	Titre de la solution d'acide.	Nombre de gouttes d'acide.	Concentration (seuil de destruction).
Acide chlorhydrique.	5	N/10	moins de 1	$<$ N/200
»	5	N/10	moins de 1	$<$ N/200
»	5	N/100	6	3 N/1000
»	1	N/100	4	2 N/1000
»	1	N/100	3	3 N/2000
»	1/4	N/100	3	3 N/2000
»	1/8	N/100	3	3 N/2000
Acide sulfurique.	5	N/10	moins de 1	$<$ N/200
»	5	N/100	6	3 N/1000
»	2,5	N/100	5	N/2000
»	1	N/100	3	3 N/2000
»	1/4	N/100	moins de 1	$<$ N/2000
Acide nitrique.	1	N/100	3	3 N/2000
Acide lactique.	1	N/10	2	N/100
»	1	N/10	2	N/100
Acide acétique.	1	N/10	plus de 10	$>$ N/20
»	1	N/10	plus de 10	$>$ N/20

Les 3 essais à 1 œuf avec HCl, NO^3H et SO^4H^2 avaient été faits ensemble et avaient donné des résultats identiques ; la concentration seuil est 3N/2000.

Bien entendu, si l'on met le carbonate avant l'acide, il ne se produit aucune destruction aux concentrations employées.

Quand on ajoute l'acide, il y a toujours clarification ; puis, lorsqu'on ajoute le carbonate neutralisant, il se produit un trouble abondant et des flocons se rassemblent pour tomber lentement au fond. L'aspect du phénomène est identique à ce qu'on observe lorsqu'on dialyse une macération d'œufs à l'eau salée.

En résumé, l'action des acides se caractérise ainsi :

1° La concentration en acide importe seule.

2° Les acides minéraux forts (HCl, NO^3H, SO^4H^2) sont moléculairement équivalents pour la destruction de la toxine. Dans les conditions de mes essais (quantité de liquide = 1 centimètre cube) la concentration nécessaire pour l'inactivation de 1 œuf d'Épeire est vers 1,5 ou 2 × N/1000.

3° Si l'on fait varier la concentration en œufs, la concentration en acide nécessaire pour la destruction varie aussi, mais sans aucune proportionnalité. Pour SO^4H^2 par exemple, les nombres d'œufs étant comme : 1, 4, 10, et 20, les concentrations sont à peu près comme : un nombre < 1, 3, 5, et 6.

4° Les acides organiques employés (acétique, lactique) ont une action beaucoup plus faible que les acides minéraux cités. L'acide lactique agit vers N/100, c'est-à-dire environ 5 fois moins que les acides minéraux. L'acide acétique N/20 ne détruit même pas complètement la toxine, il ne fait que l'atténuer : il est plus de 25 fois plus faible que les acides forts.

B. — Action du carbonate de soude.

Il importait de voir quelle est l'action du carbonate de soude dont je me servais pour neutraliser les acides.

Les expériences faites avec le carbonate sont bien moins nombreuses que celles faites avec les acides ; la technique en est aussi moins parfaite. Elles portent sur l'action du carbonate vis-à-vis de la toxine, sans neutralisation ultérieure : la toxine est mise à la fois en présence de carbonate et de sang.

Des essais de contrôle me donnèrent des indications sur l'activité hémolytique directe du carbonate de soude :

Fait les tubes suivants :

	Nombre de gouttes (1/20 cc.)										
	Tube N° 0.	N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4.	N° 5.	N° 6.	N° 7.	N° 8.	N° 9.	N° 10.
CO^3Na^2 N/10	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Eau salée à 12 p.1000 (pour compenser le CO^3Na^2 en tonicité)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Eau salée à 9 p. 1000.	20	18	16	14	12	10	8	6	4	2	0

Ajouté à chaque tube 1/2 cc. d'eau physiologique. Mis 1/2 cc. de globules de Bœuf à 10 p. 100. Nous avons donc là 1/20 de cc. de glo-

bules, contenus dans 2 cc. d'un liquide isotonique à l'eau physiologique et mis en présence de quantités croissantes de CO^3Na^2.

Après 3 h. 50, on a :

Nos 0 à 4 : rien. — 5 : début. — 6 : hémolyse assez avancée. — Autres : avancée. Cela reste ainsi.

Le carbonate de soude est donc directement hémolytique à partir de 5/20 de centimètre cube d'une solution N/10 pour 2 centimètres cubes de liquide, c'est-à-dire à la concentration N/80.

Voici maintenant un essai avec de la toxine :

	Nombre de gouttes (1/20 cc.)										
Tube	N° 0.	N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4.	N° 5.	N° 6.	N° 7.	N° 8.	N° 9.	N° 10
CO^3Na^2 N/10.....	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Eau salée à 12 p. 1000......	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Eau salée à 9 p. 1000.......	20	18	16	14	12	10	8	6	4	2	0

Ajouté 1/2 cc. d'eau physiologique contenant 1 œuf d'Épeire et mis 1/2 cc. de globules de Bœuf à 10 p. 100. L'essai est identique au précédent, à part la présence de la toxine. Après 3 h. 50 on a :

N° 0 : hémolyse complète. — 1 : traces. — 2 à 5 : nulle. — 6 : traces. 7 et 8 : assez avancée. — 9 et 10 : avancée.

Les derniers tubes sont évidemment hémolysés par l'action directe du carbonate (voir l'essai précédent).

La concentration en carbonate nécessaire pour empêcher, sans neutralisation ultérieure, l'action de l'œuf d'Épeire est donc comprise entre $1/20 \times N/10 \times 1/2$ et $2/20 \times N/10 \times 1/2$, c'est-à-dire entre N/400 et N/200.

J'ai fait des essais identiques aux précédents, avec la seule différence que la solution de carbonate était N/100 (cela entraînait quelques modifications de détail dans la compensation de tonicité).

1er *essai, sans toxine*. — Nombres de gouttes : de 0 à 10.

Aucune hémolyse, naturellement, puisque avec une solution N/10 elle commençait à 5 gouttes.

2e *essai, avec toxine* (*1 œuf*). — Nombres de gouttes : de 0 à 10.

Après 4 minutes :

N° 0 : hémolyse avancée. — 1 à 4 : plus qu'avancée. — 5 : avancée. — 6 : début. — Autres : nulle.

Après 22 minutes :

N° 0 : léger louche. — 1 à 5 : hémolyse complète. — 6 : léger louche. — 7 : très avancée. — 8 : avancée. — 9 : début. — 10 : nulle.

Après 2 h. 50 :

N° 0 à 8 : hémolyse complète. — 9 : léger louche. — 10 : avancée.

Cela se raccorde parfaitement avec l'essai par la solution N/10. C'est au delà de 10 gouttes N/100 ou de 1 goutte N/10 que se produit l'inactivation.

Le carbonate de soude inactive donc 1 œuf d'Épeire lorsqu'il se trouve à une concentration comprise entre N/400 et N/200. Cela dans le cas où l'on suppose que le carbonate empêche, simplement par sa présence, la réaction de l'hémolyse.

Mais on peut supposer que le carbonate détruit la toxine. Or, dans toutes les expériences, à un moment donné, avant l'addition du sang, le volume « toxine + carbonate » est 1 ^{cc}, 5 au lieu du volume final 2 centimètres cubes.

Si l'on suppose donc qu'il n'y a pas simple empêchement par action de présence mais destruction réelle de la toxine, il faut dire : le carbonate de soude détruit la toxine correspondant à 1 œuf d'Épeire lorsqu'il se trouve à une concentration comprise entre N/300 et N/150. — C'est là une concentration bien plus forte que celle qui est nécessaire dans le cas des acides minéraux forts (vers N/500) ; c'est une concentration moindre que celle qui correspond à l'acide lactique (N/100).

Lorsqu'on ajoute du carbonate de soude à une macération d'œufs d'Épeire un peu concentrée, il se produit un trouble assez analogue à celui que l'on peut voir lorsqu'on dialyse une telle macération ou qu'on y neutralise de l'acide préalablement ajouté. Ce fait s'oppose à celui que l'on constate lorsqu'on ajoute de l'acide : dans ce cas en effet, il y a toujours clarification jusqu'à la limpidité absolue.

§ 6. — **Résumé.**

Il est difficile de donner une vue d'ensemble des résultats fournis par les essais de ce chapitre, chacun portant sa signi-

fication en lui-même. On peut cependant faire ressortir les faits principaux suivants :

L'arachnolysine est détruite par la chaleur. — Le temps de chauffage nécessaire est d'autant plus court que la température est plus élevée.

L'arachnolysine est détruite par les acides. Elle se montre bien moins sensible à l'action des acides organiques essayés qu'à celle des acides minéraux forts. Pour ces derniers, une même solution d'arachnolysine est détruite par la même concentration moléculaire d'acide, quel que soit celui-ci.

L'arachnolysine est détruite par le carbonate de soude, à une concentration moléculaire bien plus forte que celle des acides minéraux forts, mais inférieure à celle des acides organiques essayés.

Bien que la présence de la toxine soit certainement liée à celle du vitellus, si l'on considère les quelques propriétés physiques et chimiques étudiées, elle ne semble pas être un lipoïde, comme nous l'avions suggéré. Elle se rapprocherait plutôt des albuminoïdes, surtout des globulines.

CHAPITRE II

SUR LE MÉCANISME DE L'HÉMOLYSE PAR L'ARACHNOLYSINE.

Les auteurs qui se sont occupés de l'arachnolysine la plaçaient parmi les hémolysines simples, s'opposant aux hémolysines à mécanisme complexe, telles que les sérums antiglobulaires et la plupart des venins.

Sachs, dans un article général (07), la classe, avec la phrynolysine des Crapauds, parmi les toxines simples.

Belonowski suggère bien l'idée qu'à côté de l'hémolysine il existe, dans les macérations d'Épeire, une toxine générale, mais il considère l'hémolysine comme simple.

Au cours de mes premières recherches, divers indices imprécis me conduisirent à me demander s'il ne s'agissait pas là au contraire d'un mécanisme complexe. Je tentai donc de réactiver l'arachnolysine inactivée par la chaleur ou par les acides.

§ 1. — Tentatives pour la réactivation de l'arachnolysine inactivée.

Il était logique d'essayer, d'une part, les substances capables de réactiver les sérums hémolytiques privés d'alexine par l'action de la chaleur et, d'autre part, les substances capables de donner des hémolysines sous l'influence des venins. J'opérai sur la toxine inactivée par la chaleur ou par l'acide, le plus souvent par l'acide.

J'essayai successivement :

Des sérums neufs (Cheval, Bœuf, Cobaye, Lapin).

La lécithine.

Le vitellus d'œuf de Poule.

Des macérations de tissu nerveux (cerveau de Mouton) riche en lipoïdes.

J'obtins partout des résultats négatifs.

J'essayai alors des substances plus voisines de l'arachnolysine et je tentai l'addition d'œufs d'Araignées, inactifs par eux-mêmes. J'obtins un certain nombre de résultats encore négatifs avec les œufs de :

Famille.	Espèce.
Dictynides	*Amaurobius similis* Blackw.
Dysdérides	*Segestria florentina* Rossi.
Théridiides	*Theridion denticulatum* Walck.
Thomisides	*Xysticus lanio* C. Koch.
»	*Philodromus margaritatus* Clerck.
Clubionides	*Clubiona pallidula* Clerck.
»	*Chiracanthium punctorium* Vill.
»	» *erraticum* Walck.
Agélénides	*Tegenaria parietina* Fourcroy.
Lycosides	*Pardosa lugubris* Walck.
Salticides Attides	*Sitticus floricola* C. Koch.

Un jour cependant j'essayai les œufs de *Meta segmentata* Clerck (Épeiride), inactifs directement, et j'obtins la réactivation.

Ce fut le point de départ d'une série de recherches qui seront exposées dans les paragraphes suivants.

§ 2. — Réactivation, par les œufs de *Meta segmentata*, de l'arachnolysine inactivée.

Le genre *Meta* est un genre d'Épeirides très voisin du genre *Epeira*. Il comporte trois espèces :

Meta Merianæ Scop. qui habite les lieux humides ;

Meta Menardi Latr., qui habite les caves ou les grottes ;

Meta segmentata Clerck, qui se trouve très communément à l'automne dans les bois et les jardins. Elle tend une toile analogue à celle des Épeires et reste au milieu. Elle est bien plus agile que l'Épeire diadème. L'araignée femelle adulte mesure 8-9 millimètres. La *Meta segmentata* pond son cocon à la fin de l'automne en des lieux abrités, par exemple sous les écorces d'arbres morts.

Meta segmentata présente une variété vernale : *Meta Mengei* Blackw.

C'est sur *Meta segmentata* que j'ai fait porter les recherches que j'ai été amené à faire sur les *Meta*.

En essayant, au point de vue d'une réactivation possible de l'arachnolysine, les œufs de diverses Araignées, je constatai un jour que les œufs de *Meta segmentata* possédaient la propriété cherchée et je me mis à étudier le fait de près.

Je pus me procurer en abondance des cocons de *Meta segmentata* à l'automne, sous les écorces d'arbres morts (surtout de chênes), dans les réserves de la forêt de Fontainebleau.

Je n'ai jamais réussi à obtenir la ponte en captivité de *Meta segmentata*. Je n'ai donc pas pu comparer directement les cocons trouvés avec des cocons d'origine certaine. Mais j'ai eu la certitude absolue qu'il s'agissait bien de cocons de *Meta segmentata*. J'élevai des jeunes jusqu'à un état de pigmentation suffisant pour l'identification : M. Eugène Simon les détermina comme appartenant bien à l'espèce *Meta segmentata*. Je trouvai également en liberté dans les bois tous les intermédiaires entre les jeunes que j'avais élevés et des adultes bien caractérisés.

Les cocons sont sphériques. Leur constitution est assez semblable à celle d'un cocon d'*Epeira diademata*, mais ils sont plus

petits et la bourre est d'un blanc pur. Au centre de cette bourre assez lâche, groupés mais non cohérents, se trouvent des œufs en nombre variable (généralement une centaine).

L'œuf est sphérique, jaune pâle. Son poids, variable mais peu, oscille autour de 1/5 de milligramme.

Les macérations d'œufs de *Meta segmentata* sont tout à fait dépourvues d'action hémolytique sur les globules de Bœuf, même à forte dose.

Broyé 30 œufs de *Meta segmentata* dans 3 cc. d'eau physiologique. Filtré.

Pris 1 cc. (contenant 20 œufs) et ajouté 1 cc. d'une émulsion de globules de Bœuf à 5 p. 100.

Mis à l'étuve à 35° pendant 1 h. 20. Aucune hémolyse. Rien le lendemain.

Broyé 100 œufs appartenant à 3 cocons de *Meta segmentata* dans 1 cc. d'eau physiologique. Filtré. Ajouté 1 cc. de globules de Bœuf à 5 p. 100. Aucune hémolyse.

L'inactivité des œufs de *Meta* m'a d'ailleurs été surabondamment démontrée par de très nombreux essais faits à des concentrations variées, notamment par tous les tubes témoins des essais divers que je rapporterai par la suite.

A. — Réactivation de l'arachnolysine chauffée. — Convention de langage : « sensibilisatrice » et « complément ».

Un mélange d'œufs de *Meta*, inactifs, et d'une macération d'œufs d'Épeire inactivée par chauffage modéré, présente, vis-à-vis des globules de Bœuf, une activité hémolytique considérable. Voici une expérience tout à fait typique à cet égard :

Broyé 20 œufs d'Épeire en cours de développement dans 1 cc. d'eau distillée. Filtré. Mis les 3/4 dans une étuve qui, durant 1 h. 10, oscille entre 60° et 61°,5, puis descend lentement pendant 1/2 heure vers 56°.

Broyé d'autre part 40 œufs de *Meta segmentata* dans 1 cc. d'eau physiologique. Filtré.

Fait des tubes (complété tout à 1 cc. et rendu isotonique) :

N° 1. — 5 œufs d'Épeire chauffés.
N° 2. — 5 » » » + 10 œufs de *Meta*.
N° 3. — 10 œufs de *Meta*.
Ajouté 1 cc. de globules de Bœuf à 5 p. 100.
Le tube n° 2 est complètement hémolysé en 6 minutes.
Rien pour les autres.

Voilà donc bien une macération d'arachnolysine qui, rendue inactive pour les globules de Bœuf par chauffage modéré vers 60°-61°, peut être réactivée par l'addition d'une macération d'œufs de *Meta*, inactive aussi si elle est seule.

Schématiquement, l'expérience rappelle beaucoup les faits bien connus relatifs aux sérums préparés par injection de globules. — Rappelons très brièvement ces faits :

L'injection à un animal A de globules d'un animal d'une autre espèce B détermine dans le sérum du premier l'apparition de propriétés hémolytiques, spécifiques d'ailleurs vis-à-vis des globules de l'espèce A. — Le sérum hémolytique chauffé 1/2 heure à 56° perd sa propriété hémolytique, mais il peut être réactivé par l'addition de sérum neuf, c'est-à-dire de sérum d'un animal n'ayant jamais reçu d'injection et appartenant d'ailleurs à l'espèce A ou à une autre.

L'hypothèse généralement adoptée, pour expliquer ces faits, est celle de l'existence de deux substances, l'une thermolabile, détruite à 56°, l'autre thermostabile, résistant au chauffage à cette température. — La première est commune à tous les sérums. C'est l' « alexine » (Bordet) ou « complément » Ehrlich). — La seconde n'existe que dans le sérum préparé. Elle est spécifique des globules ayant servi à la préparation. C'est la « sensibilisatrice » (Bordet) ou « ambocepteur » (Ehrlich) ou « anticorps ».

L'association des deux substances est nécessaire pour produire l'hémolyse.

Dans le cas qui nous occupe, nous avons la macération d'œufs d'Épeire, substance hémolytique pour les globules de Bœuf. Chauffée à 60°-62° pendant un certain temps, cette « arachnolysine » perd son pouvoir hémolytique. Elle peut être réactivée par l'addition d'œufs neufs de *Meta segmentata*,

inactifs par eux-mêmes sur le sang de Bœuf. Le schéma de l'expérience est le même que dans le cas des sérums :

Sensibilisatrice = macération d'œufs d'Épeire chauffée,
Alexine = macération d'œufs de Meta.

Je n'attache à cette analogie aucune importance réelle. On peut très souvent, en simplifiant deux processus expérimentaux, arriver à les rendre superposables sans qu'il y ait pour cela aucune analogie de fond. En poursuivant cette étude nous trouverons un certain nombre de différences entre les deux ordres de phénomènes. Cependant cette ressemblance schématique m'a souvent servi de fil conducteur dans mes recherches et elle présente pour l'exposition de grandes commodités de langage. Je désignerai donc le plus souvent par le mot « sensibilisatrice d'Épeire » une macération d'œufs d'Épeire inactivée, par chauffage ou autrement, et j'appellerai « complément de *Meta* » une macération fraîche d'œufs de *Meta segmentata*, capable de réactiver cette « sensibilisatrice ».

Nous reviendrons à plusieurs reprises sur la part de réalité qu'il convient d'attribuer à cette assimilation. Pour le moment nous pouvons nous en servir comme d'une hypothèse commode.

B. — Réactivation de l'arachnolysine traitée par un acide.

Les œufs de *Meta* ne réactivent pas seulement les macérations d'œufs d'Épeire inactivées par la chaleur. Elles agissent de même vis-à-vis des macérations inactivées par les acides.

80 œufs d'*Epeira diademata* sont broyés dans 4 cc. d'eau physiologique Filtré. Ajouté 1cc1/3 d'acide chlorhydrique du commerce (22° Baumé) à 1 p. 100. Mis à dialyser au collodion.

Changé l'eau à diverses reprises. Il se produit un dépôt floconneux. Décanté après 18 heures environ. Toute trace d'acidité a disparu. Resalé et complété à 8 cc. Conservé le liquide à la glacière.

Fait des tubes :

N° 1. — 1/2 cc. de liquide œufs d'Épeire à l'acide.

N° 2. — 1/2 » » » » » + 1/2 œuf de *Meta* dans de l'eau physiologique.

N° 3. — 1/2 œuf de *Meta* dans de l'eau physiologique.

Les tubes 1 et 3 ne donnent rien.

Le tube 2 commence à s'hémolyser après 6 minutes et l'hémolyse est complète en 20 minutes.

L'expérience est identique au cas de la macération d'Épeire chauffée.

Le traitement par l'acide nous donne une nouvelle « sensibilisatrice à l'acide », qui s'est comportée en toutes circonstances comme la « sensibilisatrice à la chaleur ».

Le traitement à l'acide est commode et donne des résultats très réguliers. Aussi ai-je fait la plupart de mes essais avec de la sensibilisatrice préparée à l'acide (neutralisation par dialyse ou par addition de carbonate de soude). On pourrait faire remarquer que le traitement à l'acide modifie profondément les substances et que les résultats perdent ainsi de leur signification. Mais ces objections peuvent aussi bien être faites au traitement par la chaleur. — Ce fait intéressant subsiste : des liquides inactifs séparément donnent un mélange actif.

§ 3. — Étude de la propriété « complémentaire » des œufs de *Meta segmentata* vis-à-vis de la « sensibilisatrice d'Épeire ».

La propriété complémentaire des œufs de *Meta*, celle qui lui permet de réactiver de la « sensibilisatrice d'Épeire », résiste à la dessiccation. Des œufs desséchés au vide et conservés durant un été sont encore très actifs comme « complément ».

Les macérations à l'eau physiologique sont bien plus actives que celles à l'eau distillée qui peuvent, même pour un nombre d'œufs assez considérable, être parfois inactives.

Des œufs frais de *Meta* ayant été broyés dans l'acétone, si l'on filtre la macération, que l'on évapore au dessiccateur et que l'on reprenne par l'eau physiologique, on obtient un liquide sans aucune propriété « complémentaire ».

A. — Action de la chaleur.

La chaleur modérée détruit la propriété « complémentaire » des œufs de *Meta segmentata*.

Broyé 40 œufs de Meta dans $4^{cc},4$ d'eau physiologique. Filtré.
Mis dans une étuve oscillant entre 60° et 62°
Fait un prélèvement de 1/2 cc. après 2h.20. — N° 1.
» » » » 3h.25. — N° 2.
» » » » 4h.25. — N° 3.
» » » » 5h.25. — N° 4.
» » » » 6h.20. — N° 5.

Ajouté à chacune de ces doses 1/2 cc. de « sensibilisatrice d'Épeire » à l'acide, préparée la veille (100 œufs d'Épeire dans 10 cc. d'eau physiologique). Filtré. Ajouté 1 cc. d'HCl décinormal. Après quelques minutes, neutralisé par 1 cc. de carbonate de soude décinormal. Décanté le lendemain après une nuit à la glacière).

Mis 1 cc. de globules de Bœuf à 5 p. 100.

Après 1h.25, tube n° 1 : hémolyse complète. — N° 2 : début. — Autres : nulle.

Le lendemain, même état.

Le temps de chauffage à 60°-62° nécessaire pour la destruction de cette macération à 10 œufs de *Meta* par cc. d'eau physiologique est donc entre 3 h. 1/2 et 4 h. 1/2.

La fragilité des macérations d'œufs de *Meta* s'est d'ailleurs montrée très variable.

Nombre d'œufs de *Meta* ou de eunes *Meta* fraîchement écloses par cc. d'eau physiologique.	Nature de la sensibilisatrice ajoutée.	Chauffage capable de détruire le « complément de *Meta* ».
10 œufs.	à l'acide.	60°-61°,5; 1 h. affaiblit peu. 3 h. 1/2 affaiblissent beaucoup.
10 œufs.	à la chaleur.	60°-62°; 10 minutes détruisent.
10 jeunes.	à la chaleur.	61°,5; 10 minutes détruisent.
10 jeunes.	à la chaleur.	60°-61°; 10 minutes détruisent.
40 œufs.	à la chaleur.	58°-61°; 1 h. 3/4 détruit (pas déterminé de temps minimum).

La propriété complémentaire des macérations d'œufs de *Meta* est donc détruite à 60°-62°, après un temps variable de chauffage.

Il est à remarquer que ce temps est de l'ordre de 2 heures si l'on complète par de la sensibilisatrice à l'acide et de 10 minutes avec de la sensibilisatrice à la chaleur. Nous pouvons attribuer cette différence au fait que, à nombre égal d'œufs par centimètre cube, la sensibilisatrice à l'acide est beaucoup plus forte que celle à la chaleur. Cela peut se comprendre, car nous verrons plus tard que la sensibilisatrice subit aussi l'action

de la chaleur. — Avec une sensibilisatrice plus faible, la destruction du complément peut être moins complète et le mélange peut cependant être inactif.

La thermolabilité du « complément de *Meta* » n'en reste pas moins un fait parfaitement établi.

B. — Action d'un acide.

Le traitement à l'acide chlorhydrique détruit le « complément de *Meta* ».

40 œufs de *Meta segmentata* sont broyés dans 2 cc. d'eau physiologique. Filtré. Ajouté 1/2 cc. d'HCl du commerce (22° Baumé) à 1 p. 100. Mis à dialyser au collodion.

Le lendemain, enlevé, complété à 4 cc. et resalé.

Pris de la « sensibilisatrice d'Épeire » à l'acide (10 œufs par cc.) vérifiée inactive et fait :

N° 1. — 1/2 cc. sensibilisatrice d'Épeire + 10 œufs frais de *Meta*.

N° 2. — 1/2 cc. sensibilisatrice d'Épeire + 1 cc. de liquide « œufs de *Meta* à l'acide » (10 œufs).

N° 3. — 1 cc. de liquide « œufs de *Meta* à l'acide ».

Globules de Bœuf.

Le n° 1 s'hémolyse complètement en 10 minutes.

Rien d'autre.

J'ai déterminé la concentration d'acide nécessaire pour la destruction du « complément de *Meta* ».

Macération à 5 œufs de *Meta* par 1/2 cc.

Pris de l'acide chlorhydrique et du carbonate de soude N/100.

	Nombre de gouttes (1/20 de cc.)						
	Tube N° 0.	N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4	N° 5	N° 6
HCl N/100.	0	1	2	3	4	5	6
Eau distillée.	6	5	4	3	2	1	0
Eau salée 17 p. 1000.	5	5	5	5	5	5	5
Macération.	10	10	10	10	10	10	10
Carbonate de soude N/100.	0	1	2	3	4	5	6
Eau distillée.	6	5	4	3	2	1	0
Eau salée 17 p. 1000.	5	5	5	5	5	5	5

Ajouté partout 1/2 cc. de « sensibilisatrice d'Épeire » à l'acide (5 œufs par 1/2 cc.) et mis 1 goutte d'une émulsion de globules de Bœuf correspondant au sang pur lavé.

Les tubes 0, 1, 2 commencent immédiatement à s'hémolyser.

Après 18 heures. — Tubes 0, 1, 2 : hémolyse complète. — 3 : avancée. — Autres : nulle.

4 gouttes suffisent pour détruire le complément.

Une macération à l'eau physiologique contenant 5 œufs de *Meta* par centimètre cube est donc inactivée en un milieu contenant de l'acide chlorhydrique N/100 à raison de 4/20 de centimètre cube par centimètre cube, c'est-à-dire à une concentration de $HCl = N/500$. L'ordre de grandeur est le même que pour détruire l'activité des œufs d'Épeire.

C. — Étude des mélanges « sensibilisatrice d'Épeire + complément de *Meta* ».

Proportions relatives. — J'ai fait des essais destinés à voir comment la puissance d'un mélange « sensibilisatrice d'Épeire + complément de Meta » varie lorsqu'on change les proportions des deux constituants. Cela devait me renseigner sur l'importance des rôles qu'il convient de leur attribuer respectivement.

J'eus à essayer, à divers propos, des mélanges en toutes proportions. Je fis aussi des essais méthodiques :

Fait de la « sensibilisatrice d'Épeire » à l'acide chlorhydrique (neutralisation par CO^3Na^2. — $1^{cc},1$ équivaut à 8 œufs). Fait d'autre part une macération d'œufs de *Meta*.

Fait deux séries de tubes :

Dans les premiers, la quantité de sensibilisatrice décroît en progression géométrique, tandis que la quantité de complément de *Meta* croît suivant la même loi.

Dans les seconds, la progression est arithmétique.

Série I

	Tube N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4.	N° 5.	N° 6.	N° 7
Sensibilisatrice correspondant en œufs d'Épeire à :	8 œufs	4	2	1	1/2	1/4	1/8
Complément de *Meta*.	1/32 œuf	1/16	1/8	1/4	1/2	1	2

Série II

	Tube N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4.	N° 5.	N° 6.	N° 7
Sensibilisatrice correspondant en œufs d'Épeire à :	3,5 œufs	3	2,5	2	1,5	1	1/2
Complément de *Meta*.	1/30 œuf	2/30	3/30	4/30	5/30	6/30	7/30

Mis des globules de Bœuf. Étuve à 40° pendant 1 heure.

Après 1 heure :

Série I.

N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4.	N° 5.	N° 6.	N° 7.
hém. avanc.	avanc.*	assez avanc.	début.	début.	début.	avanc.

Série II.

0	0	0	0	0	0	0

Après 2 h. 1/4 :

Série I.

hém. très avancée.	très avanc.	avanc.	assez avanc.	assez avanc.	avanc.	plus qu'avanc.

Série II.

0	début	assez avanc.	assez avanc.	assez avanc.	début	0

Après plus d'un jour :

Série I.

léger louche.	léger louche.	presque complète.	plus que tr. avanc.	presque compl.	presque compl.	complète.

Série II.

début.	avanc.	avanc.	avanc.	plus qu'avanc.	assez avanc.	traces.

Ces résultats montrent nettement qu'on peut obtenir des mélanges de force à peu près égale en diminuant la quantité d'un des composants à condition d'augmenter celle de l'autre. La loi des variations respectives qu'il faudrait observer pour avoir des mélanges strictement équivalents est beaucoup plus près de la progression géométrique que de la progression arithmétique.

Un nouvel essai en progression arithmétique donna un résultat très analogue.

	N° 1.	N° 2.	N° 3.	N° 4.	N° 5.
Sensibilisatrice d'Épeire.	0,4 œuf.	0,8	1,2	1,6	2
Complément de *Meta*.	0,5 »	0,4	0,3	0,2	0,1
Hémolyse après 1 j.	avancée.	presque complète.	presque complète.	presque complète.	avancée.

Les tubes du milieu de la série marchent encore plus vite que ceux des extrémités.

Pour donner encore une idée des résultats suivant les proportions, donnons quelques chiffres sous forme de tableau :

Nature de la sensibilisatrice d'Épeire.	Quantité de sensibilisatrice (en nombre d'œufs.)	Quantité de de complément (en nombre d'œufs.)	Hémolyse.
A l'acide.	2 1/2	1/16	avancée en 1 heure, complète en moins de 19 heures (temps minimum?).
A l'acide.	2 1/2	1/128	début en 19 heures.
	1/2	1/64	complète en plus de 2 heures et moins de 18 heures.
	1/2	1/256	avancée en 18 heures.
A l'acide.	1/64	5	complète en moins de 16 heures.
A l'acide.	1/128	5	très avancée en 16 heures.
A la chaleur.	5	2	complète en environ 2 heures.
A la chaleur.	5	1	presque complète en 15 heures.
A la chaleur.	2	5	complète en 15 heures.
A la chaleur.	1	5	plus qu'avancée en 15 heures.

Nous remarquerons encore la faiblesse relative de la « sensibilisatrice » à la chaleur par rapport à celle à l'acide.

Le tableau confirme nos conclusions précédentes : on peut avoir des mélanges hémolytiques actifs en prenant peu de l'un des constituants, à condition de prendre beaucoup de l'autre. Ces faits sont tout à fait analogues à ceux que l'on peut couramment observer avec les sérums antiglobulaires.

Temps de mélange. — J'ai étudié l'action du temps de mélange sur le complexe « sensibilisatrice d'Épeire + complément de *Meta* ».

Broyé 30 œufs d'*Epeira diademata* dans 3 cc. d'eau distillée. Mis 2 heures dans l'étuve, à 60°-62°.

Broyé 30 œufs de *Meta segmentata* dans 3 cc. d'eau salée.

Étendu les deux solutions de façon que chaque 1/2 cc. soit équivalent à 2 œufs 1/2.

Fait une série de tubes en prenant 1/2 cc. de chaque solution, sensibilisatrice et complément, et ajouté des globules de Bœuf à des moments différents. Noté les nombres de minutes qui s'écoulent entre la mise du sang et les états : début d'hémolyse et hémolyse presque complète.

N° du tube.	Temps écoulé depuis le mélange jusqu'à la mise du sang.	Temps écoulé depuis l'addition du sang jusqu'à l'état : Début d'hémolyse	Hémolyse complète.
1	2 à 3 minutes.	12 minutes.	23 minutes.
2	7 »	11 »	23 »
3	1/2 heure.	13 »	entre 20 et 32 minutes.
4	1 h. 1/2	12 »	21 minutes.
5	3 h. 1/2	17 »	28 »
6	18 h. 3/4	? »	44 »
7	19 h. 1/4	17 »	40-45 »

En somme, la variation du temps de mise en marche et du temps nécessaire à l'achèvement est extrêmement faible. Il y a léger ralentissement après 18 heures de mélange. Mais l'ordre de grandeur reste le même. Il ne semble pas y avoir quelque chose de comparable aux phénomènes observés par C. Delezenne et Mlle S. Ledebt (11-*a* et *b*) sur les mélanges de venin de Cobra avec du sérum ou du jaune d'œuf.

Fixation. — Guidé par l'analogie avec les sérums hémolytiques, j'ai voulu voir s'il y avait fixation, sur les globules, d'un des deux éléments « sensibilisatrice d'Épeire » ou « complément de *Meta* ».

Sensibilisatrice à la chaleur : 10 œufs d'Épeire par cc. d'eau distillée, 2 heures à 60°-62°. — Complément de *Meta* : 10 œufs par 1/2 cc. d'eau salée. — Mis dans des tubes :

N° 1. — 1/2 cc. de complément + 1/2 cc. eau salée + 1 cc. globules Bœuf 5 p. 100.

N° 2. — 1/2 cc. sensibilisatrice + 1/2 cc. eau salée + 1 cc. globules Bœuf 5 p. 100.

Centrifugé après 1/2 heure. Décanté. Mis 2 cc. d'eau salée. Recommencé encore 2 fois l'opération. La dernière fois, ajouté seulement 1cc1/2 d'eau salée.

Mis alors :

Dans le tube n° 1, 1/2 cc. de complément de *Meta*.

» » n° 2, 1/2 » de sensibilisatrice d'Épeire.

Après 3 heures, seulement léger début dans le tube n° 1.

Un autre essai analogue donne un résultat tout à fait comparable, sauf que la fixation de sensibilisatrice est peut-être un tout petit peu plus forte.

Il n'y a donc qu'une fixation presque insignifiante de la « sensibilisatrice d'Épeire ». Rien pour le « complément de *Meta* ».

Action du mélange sur les divers sangs. — Il était intéressant de savoir si, au point de vue de l'action sur les divers sangs, il y avait une différence entre l'arachnolysine brute et le mélange « sensibilisatrice d'Épeire + complément de *Meta* ».

Comparativement, j'essayai sur les mêmes sangs :

1° — 5 œufs d'Épeire.

2° — 5 œufs de *Meta* + une dose de « sensibilisatrice d'Épeire » (à l'acide) correspondant à 5 œufs.

Voici le tableau de ces essais (sang sensible = +, sang insensible = 0) :

ESPECE.	CHEVAL.	PORC.	MOUTON.	COBAYE.	CHIEN.	PIGEON.	CANARD.	POULE.	HOMME.	BOEUF.	LAPIN.	SOURIS (noire).	RAT (blanc).
Œufs d'Épeire..	0	0	0	0	0	0	+ faiblement	+	+	+	+	+	+
Sensibilisatrice d'Épeire + complément de *Meta*..........	0	0	0	0	0	0	+ faiblement	+	+	+	+	+	+

Les résultats sont identiques.

Cela pourrait porter à croire que, dans l'action du mélange, la part prépondérante revient à la sensibilisatrice. Sinon, il il faut supposer, et cela n'a d'ailleurs rien d'impossible, que le « complément de *Meta* » et l'arachnolysine d'Épeire sont des substances proches parentes.

Action de l'acide sur un mélange. — J'ai voulu voir comment se comportait un mélange de « sensibilisatrice d'Épeire » et de « complément de *Meta* » traité de nouveau par un acide.

Pris 2 cc. de sensibilisatrice d'Épeire à l'acide (10 œufs par cc). Ajouté 1 cc. d'une macération contenant 20 œufs de *Meta segmentata* par cc. Laissé 20 minutes. Ajouté 1/2 cc. d'HCl du commerce (22° Baumé) au 1/50. Mis à dialyser au collodion.

Le lendemain, pris ce liquide L qui est légèrement trouble. Il y en a 4 cc.; resalé. — Fait :

N° 1. — 1 cc. L.

N° 2. — 1 cc. L + 1 œuf de *Meta* frais.

N° 3. — 1 œuf de *Meta* frais.

Globules de Bœuf.

Le tube n° 2 est complètement hémolysé en 10 minutes. Rien d'autre.

Le mélange « sensibilisatrice d'Épeire + complément de Meta » se comporte vis-à-vis de l'acide comme un véritable

mélange. Le « complément de *Meta* » est détruit et la « sensibilisatrice d'Épeire » reste intacte, capable d'être réactivée par du nouveau « complément de *Meta* ».

D. — Localisation, dans les œufs, de la propriété « complémentaire » de *Meta segmentata*.

Les *Meta segmentata* fraîchement écloses ont une propriété complémentaire identique à celle des œufs. Il était à prévoir que la propriété complémentaire est en relation avec la présence du vitellus, tout comme la propriété hémolytique des œufs d'Épeire.

Je n'ai jamais pu obtenir la ponte en captivité de *Meta segmentata*. Je n'ai donc pu faire sur araignées ayant pondu les expériences que j'avais faites sur l'Épeire. J'ai dû me contenter :

1° De voir si les mâles adultes possédaient la propriété complémentaire.

2° De voir si les jeunes *Meta* la perdaient au cours de leur évolution.

Essais avec des mâles. — Je pus me procurer 4 mâles. Voici le détail d'un essai avec l'un d'eux :

7 novembre. — Mâle adulte de *Meta segmentata*. Poids : 22 mgr. Longueur totale : 5mm3/4 ; longueur de l'abdomen : 4 mm. ; largeur de l'abdomen : 2 mm. Broyé dans 1 cc. d'eau physiologique. Filtré.

Pris d'autre part de la sensibilisatrice d'Épeire à l'acide, contenant 10 œufs par centimètre cube. Fait :

N° 1. — 1/2 cc. de la macération du mâle.

N° 2. — 1/2 » » » + 1/2 cc. sensibilisatrice.

N° 3. — 1/2 cc. sensibilisatrice.

N° 4. — 1/2 cc. sensibilisatrice + 1 œuf de *Meta*.

Mis des globules de Bœuf. Après 12 minutes, le tube témoin n° 4 est complètement hémolysé

Rien d'autre.

Voici (y compris le précédent) les caractéristiques des 4 mâles adultes essayés :

Époque	Longueur totale (en mm.).	Longueur de l'abdomen (en mm.).	Largeur de l'abdomen (en mm.).	Poids (en mgr.)	Fraction de la macération mélangée avec de la sensibilisatrice.
22 octobre.....	6	3	1,5	27,5	Tout
22 »	5,5	2,75	1,5	23,5	Tout
7 novembre...	5,75	4	2	22	1/2
20 mai........	4,5	2,5	1,5	8,5	Tout

Le dernier était un mâle de la variété vernale *Meta Mengei* Blackw. La sensibilisatrice ajoutée était toujours préparée à l'acide.

Tous ces essais donnèrent des résultats négatifs. — Les mâles de *Meta* n'ont point de propriété complémentaire vis-à-vis de la « sensibilisatrice d'Épeire ».

Essais avec des jeunes. — Les jeunes *Meta*, dans la phase post-embryonnaire, évoluent exactement comme les jeunes Épeires. Il n'y a donc qu'à se reporter à ce que nous avons dit à propos de ces dernières. La première pigmentation est constituée par un fond blanc crayeux uniforme avec un triangle noir à la partie postérieure de l'abdomen. Plus tard apparaît en avant une ligne noire médiane flanquée de deux taches noires qui se dessinent progressivement en lunules (fig. 6).



Fig 6. — Pigmentation de l'abdomen chez une jeune *Meta segmentata*; longueur : environ 1mm,8. Couleurs : noir et blanc crayeux.

J'essayai la propriété complémentaire de divers lots de jeunes *Meta segmentata*. J'ajoutai à chacun de la sensibilisatrice d'Épeire (1/2 centimètre cube contenant 5 œufs) préparée à la chaleur et contrôlée. Voici la description des lots employés.

12 juin. — 5 jeunes *Meta* à l'éclosion. Abdomen ayant tout à fait l'aspect de l'œuf. Poids du lot : un peu moins de 1 mgr. — Contient du complément.

12 juin. — 5 jeunes *Meta* prises en liberté. Ont dépassé la première mue, sont pigmentées et présentent déjà, sur l'abdomen, la ligne médiane et les taches. Poids du lot : 6 mgr. — Pas de complément.

18 juin. — 5 jeunes *Meta* capturées en même temps que les précédentes et conservées 6 jours en captivité. Longueur des animaux : 1mm,1 à 1mm,2. Poids du lot : 2 mgr. — Pas de complément.

1er juillet. — 4 jeunes *Meta* prises en liberté. Longueur des araignées : 3 de 2 mm. et une de 1mm,5. Poids du lot : 4 mgr. — Pas de complément.

Bien que la démonstration soit moins complète que celle donnée pour les Épeires, nous pouvons néanmoins affirmer avec certitude que la propriété « complémentaire » de *Meta segmentata* vis-à-vis de la « sensibilisatrice d'Épeire » est localisée dans les organes génitaux femelles, tout comme l'arachnolysine chez l'Épeire.

E. — ACTION DES ŒUFS DE *Meta segmentata* SUR DIVERS SANGS. — HÉMOLYSE DIRECTE DE CERTAINS SANGS.

Nous avons vu que les œufs de *Meta*, même à concentration extrêmement forte, n'ont aucune action sur le sang de Bœuf

J'ai essayé l'action directe des œufs de *Meta* sur divers sangs.

ESPÈCE.	CHEVAL.	PORC.	MOUTON.	COBAYE.	CHIEN.	PIGEON.	CANARD.	POULE.	HOMME.	BOEUF.	LAPIN.	SOURIS (noire).	RAT (blanc).
Nombre d'œufs essayés......	10	5	5	10	10	5	10	divers	10	10	10	divers	divers
Résultat (hémolyse = +)..	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	+	+

Sangs sensibles. — Sur tous les sangs essayés, je n'ai donc trouvé que 3 sangs sensibles directement à l'action des œufs de *Meta*, ce sont ceux de Poule, de Souris (noire) et de Rat (blanc).

Voici, sous forme de tableau, les données quantitatives :

	Nombre d'œufs de *Meta*.	Hémolyse.
Poule...........	10	Avancée en 24 heures.
»	25	Très avancée en 15 heures.
Souris (noire)....	5	Avancée en 6 heures.
»	5	Assez avancée en 5 heures.
»	10	Très avancée en 5 heures.
»	10	Complète en 6 heures.
»	25	Assez avancée en 3 heures.
Rat (blanc).......	1/2	Très avancée en 20 heures.
»	2	Très avancée en 20 heures.
»	4	Plus que très avancée en 20 heures.
»	4	0
»	4	Traces en 24 heures.
»	5	Avancée en 15 heures.
»	5	0
»	8	Léger début en 24 heures.
»	8	Avancée en 24 heures.
»	10	Complète en moins de 12 heures (très avancée en 3 heures).
»	10	Très avancée en 15 heures.
»	10	Complète en 3 heures.
»	10	Presque complète en 24 heures.
»	10	Très avancée en 24 heures.
»	10	Avancée en 1 heure ; reste ainsi.
»	15	Complète en 3 heures.
»	15	Plus qu'assez avancée en 18 heures.
»	15	Complète en 2 heures.

Ces résultats montrent que le sang de Poule est sensible mais peu, que le sang de Rat (blanc) est assez sensible et que le sang de Souris (noire) l'est peut-être encore plus.

On peut observer une très grande irrégularité dans les résultats. Il faut dans les conditions habituelles au moins 10 œufs de *Meta* pour obtenir parfois une hémolyse complète. — Or l'hémolyse complète du sang de Rat peut être produite par 1/64 d'œuf de *Meta* en présence d'un excès de « sensibilisatrice d'Épeire » ou par 1/64 d'œuf d'Épeire employé seul. Par rapport à l'arachnolysine ou aux mélanges « sensibilisatrice d'Épeire + complément de Meta », le pouvoir hémolytique direct des œufs de *Meta* est donc extrêmement faible. — Il est néanmoins certain que cette propriété hémolytique directe existe vis-à-vis des sangs considérés.

Il faut noter que, sur les trois sangs reconnus sensibles aux œufs de *Meta*, il en est deux (Souris et Rat) qui sont également, nous le verrons, sensibles à la « sensibilisatrice d'Épeire » employée seule. Cela indique qu'il s'agit probablement là de

sangs ayant une sensibilité particulièrement grande à l'égard des substances que nous employons.

L'action hémolytique directe des œufs de *Meta* est augmentée par l'addition de sérums.

L'addition de $0^{cc},2$ de sérum de Lapin neuf à 15 œufs de *Meta* augmente notablement leur action sur les globules de Rat (léger louche au lieu d'hémolyse assez avancée). Le mélange de 15 œufs de *Meta* avec $0^{cc},2$ de sérum de Lapin neuf est sans action sur les globules de Bœuf. — Le sérum de Lapin neuf, chauffé à $56^{o},5$ pendant deux heures, a la même propriété que le sérum non chauffé (essai avec des globules de Rat). — Le sérum de Cobaye, chauffé ou non, est également adjuvant (vis-à-vis des globules de Rat).

F. — Résumé.

Les points à retenir sur les propriétés réactivantes des œufs de *Meta segmentata* sont les suivants :

1° Les œufs de *Meta segmentata* sont inactifs vis-à-vis d'un grand nombre de globules.

2° Ils sont capables de réactiver, vis-à-vis de ceux de ces globules qui sont sensibles à l'arachnolysine d'Épeire, des macérations d'œufs d'Épeire inactivées par chauffage modéré ou action des acides.

3° Le mélange de cette arachnolysine inactivée et des œufs de *Meta* présente, au point de vue du fonctionnement, bien des analogies avec les systèmes « sensibilisatrice + complément » des sérums préparés. On peut assimiler l'arachnolysine inactivée à la sensibilisatrice et les œufs de *Meta* au complément. On peut se servir de cette convention commode de langage.

Au point de vue des proportions relatives des constituants dans les mélanges, il y a notamment analogie avec les sérums : pour avoir un mélange actif, on peut prendre peu « de sensibilisatrice d'Épeire », à condition de prendre d'autant plus de « complément de Meta » et inversement.

Grande différence avec les sérums : il n'y a pas forte fixation

de l'un des deux éléments sur les globules. A peine légère fixation de la sensibilisatrice d'Épeire.

4° Au point de vue de la solubilité, de la sensibilité à l'action de la chaleur et des acides, il y a très grande analogie entre le « complément de Meta » et l'arachnolysine des Épeires.

5° Comme l'arachnolysine des Épeires, le « complément de *Meta* » est localisé dans les organes génitaux femelles.

6° Les œufs de *Meta segmentata* présentent vis-à-vis de certains sangs (Poule, Souris, Rat) une action hémolytique faible et irrégulière, augmentée par l'addition de sérums, chauffés ou non. Leur pouvoir hémolytique est incomparablement plus faible que celui des œufs d'Épeire.

Les faits résumés ici nous conduisent à l'idée suivante :

L'arachnolysine ne serait pas une toxine simple. — Puisqu'elle peut, une fois inactivée par la chaleur ou l'acide, être réactivée par l'addition d'œufs de *Meta* inactifs, c'est qu'il y a probablement intervention d'un mécanisme hémolytique complexe grossièrement analogue à celui des systèmes « Cobra-lécithine » ou « sensibilisatrice-complément ».

Nous adopterons, pour l'exposition des faits, une hypothèse suivant laquelle l'arachnolysine serait composée :

1° D'une « sensibilisatrice d'Épeire » qui résisterait à la chaleur et aux acides.

2° D'un « complément d'Épeire » analogue au « complément de *Meta* » détruit par le chauffage ou l'action des acides.

Cette hypothèse me servit pour pousser plus loin mes investigations.

§ 1. — Propriétés de l'arachnolysine inactivée ou « sensibilisatrice d'Épeire ».

Nous avons désigné par le mot « sensibilisatrice d'Épeire » la substance hypothétique qui subsiste dans les macérations d'œufs d'Épeire inactivées par la chaleur ou l'acide et qui peut être réactivée par addition d'œufs de *Meta*.

Les meilleures façons de la préparer sont de chauffer des macérations à l'eau distillée ou de traiter par l'acide des macé-

rations à l'eau salée : dans le cas de l'acide, on neutralise par du carbonate de soude ou l'on dialyse et, après repos, on décante. Les solutions ainsi préparées sont incolores et absolument limpides.

A. — Propriétés diverses.

La solubilité de la sensibilisatrice est à peu près la même dans l'eau distillée et dans l'eau salée physiologique : traitées à l'acide, des macérations équivalentes d'œufs d'Épeire faites des deux façons sont à peu près également concentrées en sensibilisatrice.

La sensibilisatrice se conserve très longtemps et est d'ailleurs extrêmement résistante. Un liquide contenant de la sensibilisatrice à l'acide fut abandonné plusieurs mois et des filaments mycéliens s'y développèrent en abondance ; après filtration, l'examen du liquide montra que sa teneur en sensibilisatrice n'avait pas changé. Un résidu de sensibilisatrice resté cinq jours dans un dessiccateur, puis redissous, se montra réactivable.

Par filtrations successives sur papier, une macération d'œufs d'Épeire à l'eau distillée perd, progressivement et complètement, sa propriété hémolytique directe ; elle conserve dans ces conditions sa propriété sensibilisatrice, mais celle-ci s'affaiblit de même à mesure que le nombre des filtrations augmente (voir plus loin, § 5, le détail de ces essais).

La sensibilisatrice résiste aux fortes concentrations d'acide. Dans une macération à l'eau salée contenant vingt œufs d'Épeire par centimètre cube, j'ajoutai de l'acide chlorhydrique jusqu'à la concentration 5N/6 sans altérer la sensibilisatrice.

Le carbonate de soude l'altère un peu plus. En ajoutant à une solution à l'eau salée, de vingt œufs par centimètre cube, du carbonate de soude jusqu'à la concentration N/45, on constate dans la teneur en sensibilisatrice une diminution faible mais nette (par comparaison avec une solution équivalente traitée par l'acide).

La sensibilisatrice est détruite par un séjour de 10-15 minutes à la température d'ébullition.

Voulant voir si l'addition d'acide empêchait cette destruction, je constatai, au contraire, que la destruction est plus rapide en milieu acide (HCl) qu'en milieu neutre.

Un séjour prolongé à la chaleur douce affaiblit et détruit la sensibilisatrice :

1° — Macération à l'eau physiologique. — 10 œufs d'Épeire par cc.; chauffage à 62°.

Après 8 heures. — 1/2 cc. + 1 œuf de *Meta*. — Hémolyse complète en environ 3 heures.

Après 11 heures. — 1/2 cc. + 1 œuf de *Meta*. — Hémolyse presque complète en 5 h. 1/2 (cela ne dépasse pas ce stade).

Après 11 heures. — 1/2 cc. + 5 œufs de *Meta*. — Hémolyse complète en environ 1 h. 1/4.

2°. — Macération à l'eau distillée. — 10 œufs par cc.; chauffage à 80°.

Après 30 minutes. — 1/2 cc. + 10 œufs de *Meta*. — Hémolyse complète en 7 minutes.

Après 2 h. 5. — 1/2 cc. + 10 œufs de *Meta*. — Hémolyse presque complète en environ 3 heures.

Après 2 h. 55. — 1/2 cc. + 10 œufs de *Meta*. — Hémolyse nulle.

La température de 62° ne fait en onze heures qu'affaiblir la sensibilisatrice (macération à l'eau physiologique). La température de 80° détruit la sensibilisatrice en trois heures (macération à l'eau distillée).

B. — Action sur divers sangs: — hémolyse directe de certains sangs.

La sensibilisatrice se montra, comme on pouvait s'y attendre, inactive sur les sangs insensibles à l'arachnolysine. Elle se montra inactive également sur la plupart des sangs sensibles à l'arachnolysine, notamment sur les globules de Bœuf qui me servirent le plus souvent de réactif. Je l'essayai sans résultat sur des globules de Lapin, de Bœuf, d'Homme, de Poule et de Canard.

Je ne trouvai que deux sangs sensibles directement à la sensibilisatrice, celui de Rat (blanc) et celui de Souris (noire).

Il y a lieu de remarquer que ces deux sangs avaient déjà été reconnus sensibles à l'action des œufs de *Meta* employés seuls.

il faut noter que le sang de Poule, hémolysé par les œufs de *Meta*, est ici insensible.

Donnons une idée de l'activité directe de la sensibilisatrice (sensibilisatrice à l'acide) :

Nombre d'œufs contenus dans la « sensibilisatrice d'Épeire ».	Sang.	Hémolyse.
5	Souris (noire).	Très avancée en 12 heures.
10	Rat (blanc).	Traces.
5	»	Assez avancée en 3 h. 1/4; reste ainsi.
5	»	Avancée en 4 heures ; reste ainsi.
5	»	Un peu moins qu'avancée en 3 heures; reste ainsi.
5	»	0
5	»	0
5	»	0

L'action est extrêmement irrégulière et toujours très faible.

Il ne s'agit donc là, comme pour les œufs de *Meta*, que d'une action faible et exceptionnelle sur des sangs particulièrement sensibles.

§ 3. — Tentatives pour la scission de l'arachnolysine.

Le fait que l'arachnolysine inactivée par la chaleur ou l'action d'un acide (« sensibilisatrice d'Épeire ») pouvait être réactivée par addition d'un liquide inactif par lui-même (« complément de *Meta* ») m'avait conduit à penser que l'arachnolysine n'était pas une toxine simple.

Des observations faites au sujet de la solubilité venaient à l'appui de cette manière de voir. L'arachnolysine est beaucoup plus soluble dans l'eau salée que dans l'eau distillée. La sensibilisatrice d'Épeire est à peu près aussi soluble dans l'une que dans l'autre. J'avais donc précisé un peu mon hypothèse et supposé que l'arachnolysine était composée de deux éléments.

1° La « sensibilisatrice d'Épeire », résistante à la chaleur et aux acides, soluble dans l'eau distillée comme dans l'eau salée.

2° Un hypothétique « complément d'Épeire », thermolabile.

sensible à l'action des acides et bien plus soluble dans l'eau salée que dans l'eau distillée.

Partant de cette conception, j'ai fait quelques tentatives pour scinder l'arachnolysine en ses deux constituants. Je cherchai à séparer les deux substances en profitant d'une différence quelconque de propriétés qui aurait pu exister dans divers ordres de phénomènes : solubilité, dialyse, précipitation, résistance au gel, adsorption.

Je n'ai pas réussi à effectuer cette séparation. Mes essais furent d'ailleurs peu nombreux et incomplets. Cette partie de mon travail est celle que je me proposais surtout de perfectionner. Je crois cependant utile de donner les quelques résultats acquis.

Essais fondés sur la solubilité, la dialyse et les précipitations. — L'arachnolysine brute et la sensibilisatrice étant, toutes les deux, susceptibles d'être détruites par la chaleur au-dessous de 100°, j'étais tenté de classer la sensibilisatrice et le complément hypothétique parmi les substances albuminoïdes. D'autre part, nous avons vu que, dans mon hypothèse, le « complément d'Épeire » devait être peu soluble dans l'eau distillée et très soluble dans l'eau salée, tandis que la sensibilisatrice était à peu près également soluble dans les deux. En me fondant sur la solubilité, je rapprochais la « sensibilisatrice » des albumines et le « complément » des globulines.

Dans un autre ordre d'idées, la présence de la toxine est liée à celle du vitellus de l'œuf. J'ai donc pensé à des lipoïdes ou à des complexes de lipoïdes et de substances protéiques.

Ce sont ces idées qui m'ont guidé dans mes essais de séparation.

J'essayai d'isoler le complément en lavant longuement à l'eau distillée des œufs d'Épeire broyés, de façon à enlever la sensibilisatrice, albumine soluble dans l'eau distillée, et à laisser le complément, globuline insoluble. J'opérai en lavant sur filtre ou en centrifugeant et décantant (jusqu'à six fois).

Le résidu repris par l'eau salée fut toujours directement hémolytique. C'était de la toxine entière et non du complément.

Avec la même idée, je dialysai une macération d'œufs faite à l'eau salée ; un précipité floconneux se produisit. Je jetai le

tout sur un filtre et lavai jusqu'à douze fois à l'eau distillée. Le résidu repris par l'eau salée était encore directement hémolytique.

Les macérations d'œufs au chloroforme (desséchées et reprises par l'eau salée) sont, nous l'avons vu, directement hémolytiques. Leur pouvoir est d'ailleurs relativement faible.

Une macération à l'acétone (également desséchée et reprise par l'eau salée) est inactive. Elle ne contient pas de complément, car l'addition de sensibilisatrice ne l'active point.

Même conclusion pour une solution à l'alcool méthylique. Des œufs sont écrasés sur du papier filtre, on laisse dessécher et on épuise par l'alcool méthylique ; on laisse de nouveau dessécher, on reprend par très peu d'alcool méthylique et on étend avec de l'eau salée. Le liquide ne contient ni hémolysine directe ni complément.

En faisant une macération à l'eau salée, et en étendant par vingt volumes d'alcool absolu, on obtient un précipité. Ce précipité, lavé plusieurs fois à l'alcool absolu (sur filtre ou par centrifugation) et repris par l'eau salée, est hémolytique.

Mes essais de scission par dissolution, dialyse et précipitation ne donnent, en somme, aucun résultat.

Essais fondés sur la filtration. — Pensant que la « sensibilisatrice », et le « complément d'Épeire » pourraient avoir des propriétés moléculaires différentes, j'essayai de filtrer de diverses manières des macérations d'œufs et de voir quelle était la teneur des liquides obtenus en toxine complète, en sensibilisatrice et en complément.

J'essayai des filtrations successives sur papier Berzélius n° 2.

Je broyai 50 œufs d'Épeire dans 5 cc. d'eau distillée et je filtrai 6 fois en faisant des prises après chaque filtration. — J'obtins ainsi des liquides $F_1, F_2, F_3, F_4, F_5, F_6$.

J'ajoutai des globules de Bœuf à 1/2 cc. de chacun des liquides F_3, F_4, F_5, F_6.

F_3 hémolysa. — Début en 3/4 d'heure. — Hémolyse presque complète en 3 h. 1/2.

F_4 hémolysa. — Début en 7 heures. — Hémolyse avancée en 24 heures.

F_5 et F_6 n'hémolysèrent plus.

J'ajoutai 5 œufs de *Meta* à d'autres doses (1/2 cc.) de F_4, F_5, F_6. Ces mélanges hémolysèrent.

Meta + F_4. — Hémolyse presque complète en 10 minutes.
Meta + F_5. — Début en 20 minutes, presque complète en 2 h. 1/2.
Meta + F_6. — Léger début en 2 heures, avancée en 17 heures.

Cet essai et d'autres analogues me donnèrent la conclusion suivante :

Lorsqu'on soumet de l'arachnolysine à des filtrations successives sur papier, les premiers liquides sont encore hémolytiques, mais les suivants le sont de moins en moins, et ils finissent par ne plus l'être. A partir de ce moment, les liquides ont encore la propriété sensibilisatrice, mais ils la perdent de plus en plus.

J'essayai des filtrations sur d'autres substances. J'essayai de saturer les filtres avec de l'albumine, pour rapetisser les pores quand il s'agissait de papier et diminuer les phénomènes d'adsorption lorsqu'il s'agissait de terres.

J'essayai :

Le papier Schleicher durci n° 575. — La toxine complète passe.

Le papier Schleicher durci n° 575 saturé d'albumine. — La toxine complète passe.

L'entonnoir de porcelaine Garros. — La toxine complète passe.

La bougie Berkefeld. — Rien ne passe.

La bougie Berkefeld saturée d'albumine. — Rien ne passe.

J'essayai enfin l'ultra-filtration (sacs de collodion faits à deux trempées dans le collodion à 5 p. 100) sous une pression de 4 à 6 centimètres de mercure. — Rien ne passe.

Essais fondés sur le gel. — Les essais de ce genre me furent suggérés par des expériences de Belonowski dont nous avons déjà parlé et que je rappellerai brièvement. Belonowski considère l'arachnolysine comme composée de deux éléments, l'un hémolytique, l'autre toxique. Parmi les arguments qu'il produit pour appuyer cette hypothèse, se trouve le suivant :

Des gels et dégels répétés de l'arachnolysine entraînent la perte complète des propriétés hémolytiques, tandis que la toxicité envers les animaux reste intacte.

Je n'ai pas vérifié si l'assertion est exacte, mais cela me donna l'idée d'essayer une séparation de substances par gels et

dégels. — Je me demandai si, en soumettant de l'arachnolysine à des gels et dégels répétés, je n'arriverais pas à détruire l'un de ses constituants en conservant l'autre.

La technique employée fut à peu de chose près toujours la même :

Je mettais le liquide à étudier dans un tube à essais en quartz. Je le plongeais, pour le congeler, dans un mélange de neige carbonique et d'acétone donnant une température qui pouvait varier de —50° à —80°, généralement autour de —70°.

Le dégel rapide était obtenu par immersion dans de l'eau à 20°.

A mesure que l'on répétait les gels et dégels, les liquides se troublaient. Ceux à l'eau distillée ne se clarifiaient pas lorsque je les resalais.

Lorsqu'un liquide avait perdu ses propriétés hémolysantes, je regardais s'il y subsistait de la sensibilisatrice ou du complément en y ajoutant soit du complément de *Meta*, soit de la sensibilisatrice. — Je fis d'abord des essais sur des macérations d'œufs d'Épeire dans l'eau physiologique :

Nombre d'œufs par cc.	Nombre de gels.	Résultat (globules de Bœuf).
1	1, 4 et 8	1 cc. — Hémolyse légère après 1 gel. Hém. très légère » 4 gels. Hémolyse nulle » 8 »
1	30	1 cc. — Pas d'hémolyse ; ni sensibilisatrice, ni complément.
10 jusqu'au 10e gel, 5 après.	30	1 cc. — Hémolyse forte.
10	50	Essai par dilution : le pouvoir hémolytique est tout à fait comparable à celui d'une macération non congelée.

De ces essais, nous tirons la conclusion : au cours d'une série de gels et de dégels, les macérations d'œufs d'Épeire à l'eau physiologique conservent leurs propriétés si elles sont concentrées et les perdent rapidement si elles sont diluées ; dans ce dernier cas, elles perdent toute propriété, hémolytique, sensibilisante ou complémentaire.

J'essayai si des macérations à l'eau distillée se comportaient différemment :

Nombre d'œufs par cc.	Nombre de gels.		Résultat (globules de Bœuf).
10	1	1/2 cc.	Avant gel : hémolyse avancée en 9 minutes, complète en 11 minutes. Après gel : hémolyse avancée en 1/2 heure, presque complète en 1 h. 3/4.
10	1 et 3	1/2 cc.	Après 1 gel : hémolyse avancée en 18 heures. Après 3 gels : pas d'hémolyse ; ni sensibilisatrice, ni complément.

L'affaiblissement de l'activité est bien plus rapide pour les solutions à l'eau distillée que pour celles à l'eau salée. Il faut plus de quatre gels pour détruire une solution à un œuf par cc. d'eau salée, tandis qu'il en faut à peine trois pour détruire une solution à dix œufs par cc. d'eau distillée.

J'ai déjà signalé (chapitre I) que la dialyse affaiblit les solutions d'arachnolysine faites à l'eau physiologique ; j'ai même cité un cas de destruction totale. On peut rapprocher de ce fait celui de la destruction plus rapide, par gels et dégels, des macérations à l'eau distillée : la dessalure joue ici certainement un rôle, et non pas seulement la différence de solubilité de l'arachnolysine dans l'eau salée et dans l'eau distillée.

De plus, l'altération de l'arachnolysine par la dialyse peut probablement nous éclairer sur le mécanisme de l'inactivation par gels et dégels. — Pendant la congélation et pendant la fusion, il se produit, dans le milieu où se trouve l'arachnolysine, des changements extrêmement rapides de concentration saline. Ces changements ont certainement une action destructive ; il se peut fort bien que la répétition de l'opération affaiblisse la toxine, tout comme une dialyse, et que l'on arrive enfin à l'inactivation complète.

Cependant la dialyse laisse la sensibilisatrice intacte et nous avons vu que les solutions d'arachnolysine congelées et dégelées ne contiennent plus ni sensibilisatrice, ni complément. C'est donc que le traitement par gels et dégels agit encore autrement que par les changements de concentration qu'il détermine. Je fis, pour m'en rendre compte, des essais avec de la sensibilisatrice seule.

La sensibilisatrice était préparée par addition d'acide chlorhydrique suivie de dialyse. Je congelais sans resaler. Au cours

des gels successifs, la liqueur se troublait, tout comme dans le cas de l'arachnolysine brute. La teneur en sensibilisatrice baissait au fur et à mesure et, comme pour l'arachnolysine, une solution faible s'altérait plus vite qu'une forte.

Il y a donc lieu de penser que les gels et dégels successifs agissent :

1° Par des changements répétés de concentration saline.

2° Par d'autres modifications moléculaires, probablement par des précipitations partielles, puisque les liquides se troublent définitivement pendant les opérations.

La sensibilisatrice et le complément hypothétique doivent s'altérer par ces mécanismes, le complément par les deux à la fois et la sensibilisatrice exclusivement par le second.

Essais fondés sur l'imprégnation de poudres. — La filtration ne m'ayant donné aucun résultat pour la séparation des éléments de l'arachnolysine, je fis des essais basés sur l'adsorption.

Dans ma pensée, en ajoutant à une solution d'arachnolysine une poudre convenablement choisie, on pouvait espérer fixer l'un des deux éléments sur la poudre, l'autre restant dans la liqueur. Je fis donc des essais variés, tous analogues au schéma suivant :

On ajoute à une macération d'œufs d'Épeire dans l'eau physiologique une poudre, obtenue fine et homogène par suspensions et centrifugations successives.

On centrifuge. On recueille le liquide. On recueille aussi le culot qu'on lave une ou plusieurs fois. On essaie ensuite si le liquide et le culot sont susceptibles de jouer le rôle d'hémolysine directe, de sensibilisatrice ou de complément.

J'essayai : le noir animal, le tripoli, la terre d'infusoires, le kaolin.

Les résultats furent extrêmement peu nets. Souvent tout était fixé. A la longue, le culot remis en suspension libérait parfois de l'hémolysine entière. — Avec le kaolin, il arriva parfois que le culot, remis en suspension, agît comme un complément. Je pus croire un instant avoir fixé le complément d'Épeire sur la poudre, qui l'aurait libéré par la suite.

Mais le fait que la poudre libérait uvent lentement de la toxine entière me suggéra une autre idée :

Dans le cas où le culot agissait comme un complément, il devait libérer des quantités d'arachnolysine entière trop faibles pour agir directement, mais capables d'agir comme complément vis-à-vis de la sensibilisatrice d'Épeire.

L'arachnolysine brute extrêmement diluée devait d'après cela pouvoir servir de complément vis-à-vis de la sensibilisatrice d'Épeire.

Les essais basés sur cette hypothèse font l'objet du paragraphe suivant.

Résumé. — Mes expériences faites pour tenter d'isoler le « complément d'Épeire » ont donc totalement échoué. Dans mes essais de séparation, j'obtenais toujours de la « sensibilisatrice » pure ou bien de la toxine entière. Si le « complément d'Épeire » existe, tout se passe comme s'il retenait toujours avec lui une certaine quantité de « sensibilisatrice » qui lui serait indisolublement liée.

Les essais de ce paragraphe se joignent aux idées que nous avions déjà pour rapprocher la « sensibilisatrice » du groupe des albumines et la toxine entière (ou le « complément » hypothétique) du groupe des globulines. Il ne semble toujours pas être question de lipoïdes.

Toutes ces expériences n'auront du reste pas été inutiles, puisque les dernières, relatives à l'adsorption par les poudres m'ont conduit à l'intéressante série d'essais qui va suivre.

§ 6. — **Propriétés réactivantes des solutions très diluées d'arachnolysine vis-à-vis de la « sensibilisatrice d'Épeire ».**

Les résultats exposés à la fin du § 5 m'ayant suggéré l'idée d'une réactivation possible de la sensibilisatrice d'Épeire au moyen de solutions d'arachnolysine extrêmement diluées, je fis des essais décisifs analogues au suivant :

Pris de la sensibilisatrice d'Épeire à l'acide, contenant 10 œufs par cc. Préparé d'autre part, une solution diluée d'œufs d'Épeire neufs.

Fait des essais d'hémolyse (sur des globules de Bœuf) avec les mélanges suivants :

	Mélanges.	Hémolyse.
N° 1	1/16 d'œuf neuf...............	0
N° 2	1/16 d'œuf neuf + 1/2 cc. de sensibilisatrice.......	Début en 5 minutes; complète en 50 minutes.
N° 3	1/2 cc. de sensibilisatrice....	0
N° 4	1/8 d'œuf neuf...............	Assez avancée en 1 heure; reste ainsi.

Le résultat est extrêmement net. Nous avons, d'une part, de la sensibilisatrice inactive, d'autre part, une dose d'arachnolysine brute si faible qu'elle est tout à fait inactive : le mélange des deux donne un liquide hémolytique actif.

J'eus très souvent l'occasion de recommencer des essais analogues et le résultat fut toujours le même. — Parfois, la solution de toxine brute était moins diluée et possédait une légère activité propre : dans ce cas, l'addition de sensibilisatrice la renforçait considérablement.

Je puis donc formuler avec certitude la conclusion suivante : une macération d'arachnolysine inactivée par un acide peut être réactivée par l'addition d'une macération d'arachnolysine brute trop diluée pour avoir une action directe.

Ce fait est en correspondance absolue avec l'hypothèse dont nous nous servons constamment et d'après laquelle la toxine serait composée de deux éléments : la « sensibilisatrice d'Épeire » et le « complément d'Épeire ». En effet, nous avons vu qu'en ce qui concerne les mélanges de « sensibilisatrice d'Épeire » avec le « complément de Meta », on peut, pour avoir un liquide très actif, mettre très peu de l'un des constituants à condition de mettre une grande quantité de l'autre : cela est certainement aussi applicable au complément d'Épeire de notre hypothèse. Dans une solution très diluée d'arachnolysine, le complément est en quantité insuffisante pour agir en présence de la faible quantité de sensibilisatrice qui l'accompagne, mais cette quantité peut devenir suffisante si l'on ajoute un grand excès de sensibilisatrice.

Sans nous attacher à notre hypothèse plus qu'à une convention commode de langage, il nous est cependant permis de voir, dans les faits nouveaux que nous venons de constater,

une preuve de ce que l'arachnolysine n'est pas une toxine simple, mais une toxine à mécanisme complexe (1).

Divers essais ont pu préciser un peu le comportement des mélanges « sensibilisatrice + arachnolysine diluée ».

Données quantitatives. — Je déterminai à peu près les quantités limites à employer dans les mélanges.

Voici un essai méthodique dans lequel la quantité de sensibilisatrice est fixe tandis que celle de la toxine brute varie :

Pris de la sensibilisatrice à l'acide contenant 10 œufs par cc. Préparé d'autre part de l'arachnolysine pure diluée. Fait deux séries de tubes :

N°s 1	2	3	4	5
		Série I.		
1/16 d'œuf neuf	1/32	1/64	1/128	1/256
		Série II.		
1/16 d'œuf neuf + 1/2 cc. sensib.	1/32 + 1/2 cc. sensib.	1/64 + 1/2 cc. sensib.	1/128 + 1/2 cc. sensib.	1/256 + 1/2 cc. sensib.

Mis des globules de Bœuf.

Après 1 heure. — *Série I.* — N°s 1 et 2 : début.

» *Série II.* — N°s 1, 2 et 3 : hémolyse complète. — 4 : très avancée. — 5 : début.

Après 17 heures. — *Série I.* — N° 1 : hémolyse avancée. — 2 : léger début.

Après 17 heures. — *Série II.* — N°s 1, 2, 3, 4 : hémolyse complète. — 5 : avancée.

Pour une dose de sensibilisatrice correspondant à 5 œufs, la dose liminaire à ajouter pour obtenir une hémolyse complète est donc 1/128 d'œuf neuf.

Cette dose seule ne donne aucune hémolyse. 1/16 d'œuf ne donne seul qu'une hémolyse avancée, 1/32 un début et 1/64 ne donne déjà plus rien.

Voici un autre essai où la quantité de toxine brute reste fixe, celle de sensibilisatrice étant variable :

(1) Le procédé qui m'avait été suggéré ici avait déjà été employé par plusieurs auteurs (P. Th. Muller, Sachs, Lefmann), pour le discernement et l'étude des hémolysines complexes, notamment de l'hémolysine du sang de Chien. — Voir l'article de Sachs (1909) dans Kraus et Levaditi (chap. XXXV).

Pris de la sensibilisatrice à l'acide, contenant 10 œufs par cc. Préparé d'autre part de la solution étendue d'arachnolysine. Fait des tubes contenant :

	Nos 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1/2 cc. sensib....		1/4	1/8	1/16	1/32	1/64	1/128	1/256	1/512	1/1024

Ajouté à chacun 1/32 d'œuf neuf et mis des globules de Bœuf.

Après 1 heure. — Nos 1 à 4 : hémolyse complète. — 5 : léger louche. — 6 : avancée.

Après 17 heures. — Nos 1 à 6 : hémolyse complète. — 7 : avancée. — 8 : fort début. — 9 et 10 : traces négligeables.

Fait des témoins à 1, 1/2, 1/4,.... 1/256 d'œuf pur.

En 17 heures. — 1, 1/2, 1/4, 1/8 : hémolyse complète. — 1/16 : avancée.— 1/32 : traces légères — Autres : nulle.

Pour 1/32 d'œuf, dose qui seule donne seulement une trace légère d'hémolyse, la dose liminaire de sensibilisatrice à ajouter pour avoir une hémolyse complète est donc 1/64 de centimètre cube de sensibilisatrice, correspondant à la fraction d'œuf : 1/6,4. — 1/12,8 donne : hémolyse avancée; 1/25,6 donne : début; 1/51,2 : hémolyse nulle.

Voici encore quelques exemples pris au hasard dans les nombreux essais :

Sensibilisatrice à l'acide correspondant à 5 œufs + 1/16 d'œuf pur.

Hémolyse par le mélange.	Hémolyse par le témoin à l'œuf pur.
Complète en 50 minutes.	Avancée en 15 heures.
Complète en 15 minutes.	Fortes traces en 18 heures.
Complète en 40 minutes.	Fortes traces en 18 heures.

On trouvera encore de nombreux chiffres dans le chapitre III relatif aux sérums antihémolytiques.

Tous les essais dont nous venons de parler avaient été effectués sur les globules de Bœuf. J'obtins des résultats tout à fait analogues avec ceux de Rat (blanc). Je rappelle que la sensibilisatrice a souvent une action directe légère sur le sang de Rat : dans ce cas, c'était la vitesse des réactions qu'il importait de considérer.

Nous savons que, si les solutions concentrées d'arachnolysine conservent bien leur propriété hémolytique directe, les

solutions faibles la conservent mal et baissent rapidement. Il en est de même pour la propriété réactivante des solutions très diluées : pour avoir des résultats réguliers, il faut donc les employer fraîches.

Fixation. — J'ai essayé soit de déceler par l'addition d'œufs d'Épeire dilués la fixation de sensibilisatrice, soit inversement de déceler par l'addition de sensibilisatrice la fixation de quantités très faibles d'arachnolysine. Voici un essai du premier type :

Sensibilisatrice à l'acide, dialysée, contenant 10 œufs par cc. Fait deux tubes contenant :

1 cc. sensibilisatrice + 1 cc. globules Bœuf à 5 p. 100.

Laissé une heure à l'étuve à 38°. Après 1 heure, centrifugé et décanté. Ajouté 2 cc. d'eau physiologique pour un premier lavage des globules. Exécuté ainsi 3 lavages. Après le dernier, ajouté 2 cc. d'eau physiologique. On a ainsi une suspension de globules supposés sensibilisés. Fait une solution diluée d'œufs d'Épeire.

Préparé les mélanges :

N° 1. — Globules sensibilisés.

N° 2. — Globules sensibilisés + 1/16 œuf neuf.

N° 3. — Globules neufs + 1/16 œuf neuf.

Après 4 heures. — N° 2 : hémolyse avancée.

Après 8 heures. — N° 2 : très avancée. — 3 : assez avancée. — 1 : nulle.

Après 18 heures. — N° 2 : complète. — 3 : avancée. — 1 : toujours nulle.

Le liquide provenant de la première décantation se montre encore très actif comme sensibilisatrice.

Les globules « sensibilisés » s'hémolysent plus vite et plus complètement que les autres. Il y a donc légère fixation de la sensibilisatrice. Nous étions déjà arrivés à cette conclusion en employant les œufs de *Meta* comme réactif, mais ici, la fixation apparaît comme beaucoup plus nette.

Voici un essai du deuxième type :

Broyé 1 œuf d'Épeire dans 8 cc. d'eau salée. Ajouté 8 cc. d'une émulsion de globules de Bœuf à 5 p. 100. Mis à l'étuve à 32° pendant 35 minutes. Centrifugé. Le liquide est assez teinté : il y a eu léger début d'hémolyse. — Remplacé l'eau salée et centrifugé de nouveau : encore légère teinte. — Après un nouveau lavage, traces de teinte. — Lavé encore 2 fois : il n'y a plus aucune teinte.

Ajouté 12 cc. d'eau salée et fait des tubes :

N° 1. — 4 tubes témoins avec 1cc1/2 de l'émulsion.

N° 2. — 1 tube avec 1cc1/2 d'émulsion et 1/2 cc. de sensibilisatrice à l'acide (neutralisée par $CO^3 Na^2$) contenant 10 œufs par cc.

Mis dans l'étuve à 32°. Retiré après 2 heures. — Il ne se produit aucune hémolyse.

Il n'y a donc aucune fixation d'une solution d'arachnolysine à 1/16 d'œuf par centimètre cube, dose qui produit seule une hémolyse lente.

Mélange d'arachnolysine diluée avec des œufs de Meta segmentata. — Reportons-nous à l'hypothèse adoptée pour la constitution de l'arachnolysine : « sensibilisatrice + complément ». Nous avons dit que, dans cette hypothèse, une solution diluée d'arachnolysine contient trop peu de complément pour agir en présence du peu de sensibilisatrice qui lui est joint, mais que ce complément peut devenir actif si l'on ajoute un excès de sensibilisatrice. Le même raisonnement s'applique en intervertissant les mots sensibilisatrice et complément.

Une solution d'arachnolysine diluée jusqu'à l'inactivité devrait ainsi être réactivée par l'addition d'un excès de complément. Or, nous ne connaissons pas le complément pur d'Épeire, mais nous connaissons les œufs de *Meta* qui agissent comme un complément.

Il était donc à prévoir qu'une solution très diluée d'arachnolysine devait devenir active si on lui ajoutait un grand excès d'œufs de *Meta segmentata*, inactifs. Cette prévision se confirma pleinement. Voici les résultats sous forme de tableau :

Fraction d'œuf d'Épeire pur.	Nombre d'œufs de *Meta segmentata* ajoutés.	Hémolyse (globules de Bœuf). Par le mélange.	Hémolyse (globules de Bœuf). Par le témoin à l'œuf d'Épeire seul.
1/8	5	Complète en 1/2 heure.	Avancée en 15 h.
1/8	5	Complète en 40 minutes à l'étuve.	Avancée en 3 h. 10 à l'étuve.
1/8	5	Complète en environ 1/2 heure.	Avancée en 8 heures.
1/16	5	Complète en environ 1 h. 3/4 à l'étuve.	Nulle après 3 h. 10 à l'étuve.
1/32	5	Plus qu'avancée en 2 h. 3/4 à l'étuve.	0
1/64	5	Fort début en 2 h. 3/4 à l'étuve.	0

Cela est extrêmement net. Les solutions d'arachnolysine diluées jusqu'à l'inactivité peuvent être aussi fortement réactivées par l'addition d'œufs de *Meta segmentata*, inactifs.

Sans voir là, répétons-le encore, une preuve de la réalité de notre hypothèse, nous pouvons considérer cependant que ce fait appuie notre opinion sur le mécanisme complexe de l'hémolyse par l'arachnolysine. La confirmation de cette opinion est d'ailleurs la conclusion la plus nette que l'on peut tirer de ce paragraphe consacré à l'étude des solutions diluées d'arachnolysine.

§ 7. — Conclusions sur le mécanisme de l'hémolyse par l'arachnolysine.

Sans revenir en détail sur les résultats divers donnés dans ce chapitre (ils sont d'ailleurs groupés à la fin de chaque paragraphe), retenons les faits essentiels :

L'arachnolysine inactivée par la chaleur ou par les acides peut être réactivée par l'addition d'une macération, inactive si elle est seule, d'œufs de *Meta segmentata* Clerck (Épeiride).

On peut, pour faciliter l'exposition des faits, comparer le mélange dont il vient d'être question au mélange « sensibilisatrice + complément » des sérums hémolytiques préparés. L'arachnolysine inactivée peut être appelée « sensibilisatrice d'Épeire » et la macération d'œufs de *Meta* « complément de Meta ». — L'assimilation des deux systèmes hémolytiques peut être poussée assez loin : on rencontre cependant aussi de notables différences.

Par ses propriétés chimiques, le « complément de Meta » ressemble beaucoup à l'arachnolysine brute d'Épeire. Il faut noter qu'il possède une action hémolytique directe, faible et irrégulière, vis-à-vis de certains sangs exceptionnels, particulièrement sensibles.

La réactivation possible de l'arachnolysine inactivée donne à penser que cette hémolysine n'est pas une toxine simple, mais une hémolysine à mécanisme complexe, grossièrement analogue au système « Cobra + lécithine » ou au système « sensibilisa-

trice + complément » qui nous a servi de point de comparaison.

Sans rien affirmer sur le fond de la question, nous pouvons faire une hypothèse commode suivant laquelle l'arachnolysine serait composée de deux éléments :

1° Une « sensibilisatrice d'Épeire », très résistante ;

2° Un « complément d'Épeire », analogue au « complément de Meta », détruit par la chaleur et les acides.

Cette hypothèse est appuyée par le fait suivant : de l'arachnolysine inactivée par l'acide peut être réactivée par l'addition d'une solution d'arachnolysine brute diluée au point de n'être plus active si elle est seule. — Dans cette solution diluée, le « complément » serait en quantité trop faible pour agir avec le peu de « sensibilisatrice » qui reste ; sa quantité pourrait devenir suffisante en présence d'un grand excès de « sensibilisatrice ».

En adoptant notre conception sur la structure de l'arachnolysine, il faut considérer les œufs de *Meta* comme ne contenant que du « complément » sans « sensibilisatrice ». Leur faible action directe sur certains globules pourrait laisser supposer qu'ils contiennent les deux, avec un grand excès de « complément » ; mais, dans ce cas, il devrait suffire de les employer à de très fortes doses pour obtenir directement l'hémolyse de tous les sangs sensibles à l'arachnolysine : or, nous avons vu que 100 œufs de *Meta* sont sans action sur 1 centimètre cube d'une émulsion de globules de Bœuf à 5 p. 100.

Des essais divers faits pour isoler le « complément d'Épeire » ont tous échoué. On ne peut jamais obtenir que de la « sensibilisatrice » ou de l'arachnolysine entière. — Si le « complément d'Épeire » existe, tout se passe comme si, au cours des essais de séparation, il retenait toujours une certaine quantité de « sensibilisatrice » qui lui serait indissolublement liée. Cet échec peut nous inspirer un doute au sujet de la réalité de notre interprétation touchant la constitution de l'arachnolysine et il justifie les réserves que nous avons formulées en l'émettant.

Toutefois, même en faisant ces réserves, nous pouvons donner avec certitude ces deux conclusions :

1° L'arachnolysine n'est pas une toxine simple, mais une hémolysine à mécanisme complexe ;

2° Les œufs de *Meta segmentata*, non hémolytiques (ou faiblement hémolytiques pour quelques sangs exceptionnels), contiennent une substance qui, bien qu'inactive, est proche parente de l'arachnolysine des Épeires.

CHAPITRE III

APPLICATION DES NOTIONS ACQUISES A LA PRÉPARATION DE SÉRUMS ANTIHÉMOLYTIQUES.

Les auteurs qui se sont occupés des toxines d'Araignées et en particulier de l'arachnolysine ont tous envisagé la question de l'immunisation contre ces toxines.

Kobert (01), dans ses essais sur la toxine de la « Karakurte » (*Latrodectus Erebus* Aud.) constate chez le Chien et le Chat la possibilité d'une accoutumance leur permettant de supporter, après plusieurs injections faibles, des doses qui auraient été mortelles en première inoculation.

Il immunise également un chat contre la toxine d'Épeire.

Sachs (02) démontre la nature « toxine » de l'arachnolysine en préparant avec le Cobaye (dont le sang est d'ailleurs insensible à ce poison) un sérum antihémolytique. $0^{cc},0025$ de ce sérum suffisent pour protéger $0^{cc},05$ de sang de Lapin contre la dose minima d'arachnolysine capable de donner une hémolyse complète.

Belonowski (07) fait des essais plus poussés.

Un Lapin de 1370 gr. reçut des injections d'arachnolysine aux dates suivantes : 3, 9, 12, 16, 20, 23 mars — 2, 12, 25 avril.

Belonowski éprouva de temps en temps la puissance antihémolytique et antitoxique du sérum de l'animal.

Le 20 mars, 1/20 de cc. protégea 1 cc. de sang de Lapin dilué à 5 p. 100 contre la dose hémolytique minima d'arachnolysine.

Le 23 mars, la dose limite protégeant contre l'hémolyse fut 1/40 de cc. La dose minima qui protégea un animal contre une dose double de la dose mortelle fut $0^{cc},5$.

Le 26 mars, aucun changement dans l'activité. Le 1er mai, dose minima antihémolytique : 1/40 de cc.; dose minima antitoxique : 1/30 de cc..

Il y a, dès le début de l'immunisation, manque de parallélisme entre la croissance des deux propriétés antihémolytique et antitoxique du sérum. L'antihémolytique atteint rapidement son maximum et n'augmente plus. L'antitoxique continue à croître.

Au début des expériences, le sang de l'animal immunisé se montra normal au point de vue de la résistance à l'hémolyse par l'arachnolysine, même lorsque les propriétés antihémolytiques du sérum avaient déjà atteint leur maximum. Vers la fin, la résistance augmenta : la dose d'arachnolysine nécessaire pour un même degré d'hémolyse dut être décuplée.

Ayant acquis sur le mécanisme d'action de l'arachnolysine des données nouvelles, je fis des expériences d'immunisation en tenant compte de ces connaissances.

J'avais préparé, en traitant une macération d'arachnolysine par un acide, une substance inactive (« sensibilisatrice d'Épeire ») capable d'être réactivée au moyen d'une macération d'œufs inactifs de *Meta segmentata* (« complément de Meta »). J'avais donc à ma disposition trois substances, arachnolysine, « sensibilisatrice d'Épeire », « complément de Meta », présentant entre elles au point de vue hémolytique des liens certains de parenté. Je fis des immunisations au moyen de ces trois substances et j'essayai les sérums obtenus sur les divers mélanges hémolytiques que je pouvais former avec elles.

De telles immunisations devaient me fournir des renseignements sur la spécificité des sérums obtenus et m'éclairer peut-être un peu sur les rôles respectifs des trois substances considérées. Elles présentaient un certain intérêt par leur parallélisme avec les essais, d'ailleurs fort controversés, que fit Bordet (00), dans son étude des sérums antiglobulaires, sur la possibilité de l'obtention d'antisensibilisatrices et d'anticompléments.

§ 1. — Plan des expériences et technique.

1° *Préparation des animaux.*

J'opérai sur des lapins. Je préparai des animaux :

I. — Aux œufs d'*Epeira diademata*.

II. — Aux œufs de *Meta segmentata*.

III. — A la « sensibilisatrice d'Épeire » (préparée à l'acide chlorhydrique et dialysée).

Tous les liquides furent ramenés à la salure 9 p. 1000. Les œufs d'Épeire ou de Meta furent soigneusement lavés à plusieurs reprises à l'eau stérile et broyés dans l'eau physiologique : les macérations étaient filtrées sur papier Berzélius.

Je préparai la sensibilisatrice toujours de la même façon :

20 œufs d'Épeire par cc. d'eau physiologique. Broyage, filtration sur papier Berzélius. Addition, par cc., de 1/3 cc. d'HCl du commerce (22° Baumé, à peu près normal) dilué à 1 p. 100 par de l'eau physiologique. Dialysé au sac de collodion pendant un temps variant de dix-huit à vingt-quatre heures. Repos, décantation, addition d'eau distillée jusqu'à amener le volume au double du volume primitif. Resalage.

Le lieu d'injection fut toujours la veine marginale de l'oreille.

J'espaçais les injections d'au moins 6 jours et, lorsque j'avais dû interrompre les injections pendant un temps prolongé, je réveillais l'immunité par deux injections faibles.

Les animaux engraissèrent et ne souffrirent nullement, sauf toutefois de quelques accidents locaux à l'oreille, dus à l'infiltration d'un peu de liquide à travers la paroi veineuse. Je n'eus aucun accident anaphylactique.

Les prises de sang furent faites à la veine marginale de l'oreille, au moyen d'une seringue, au moins 6 jours après la dernière injection. Le sérum était décanté après 24 heures et conservé, s'il y avait lieu, en tube scellé à la glacière.

2° *Essai des sérums.*

Afin de voir ce que chacun de mes sérums neutralisait exactement dans le mélange hémolytique, je les essayai, suivant les cas, sur les liquides suivants :

α. Œufs d'Épeire.

β. Sensibilisatrice d'Épeire concentrée + œufs d'Épeire dilués.

γ. » » » + œufs de Meta dilués.

δ. » » diluée + œufs de Meta concentrés.

ε. Œufs d'Épeire dilués + œufs de Meta concentrés.

La sensibilisatrice d'Épeire fut préparée à l'acide avec neutralisation au carbonate de soude :

10 œufs pour $0^{cc},8$ d'eau physiologique. Broyage. Addition de $0^{cc},1$ d'HCl décinormal. Neutralisation par une quantité équivalente de CO^3Na^2 décinormal. Repos à la glacière. Décantation.

Parfois l'inéquivalence, même extrêmement faible des solutions titrées, pouvait introduire une acidité infinitésimale capable de faire varier un peu la vitesse de marche des hémolyses. Dans les derniers essais, surtout ceux relatifs au Lapin B-41, je carbonatai un peu la sensibilisatrice en ajoutant du CO^3Na^2, 1/4 en plus de ce qu'il fallait. Je vis par des témoins que cela ne modifiait en rien la marche des hémolyses.

Les solutions étendues de mes toxines ne se conservant pas, il était impossible d'opérer avec les mêmes liquides pour tous les essais. Il était également impossible d'obtenir d'une fois à l'autre des mélanges strictement équivalents. Je fis tout ce que je pus pour en avoir de comparables.

J'opérai toujours sur $0^{cc},05$ de globules de Bœuf lavés, la dose totale du liquide contenu dans le tube d'expérience étant de 2 centimètres cubes, à la salure de 9 p. 1000.

Je considérai comme valables toutes les expériences dont les témoins sans sérum donnaient, à 38°, une hémolyse complète en plus d'une demi-heure et en moins de 3 heures. Dans ces limites, la quantité d'un même sérum nécessaire pour neutraliser un même liquide était assez constante.

Je fis toujours des témoins avec $0^{cc},2$ ou $0^{cc},1$ de sérum de Lapin neuf, additionné ou non du mélange hémolytique expérimenté. Ces témoins me renseignèrent d'ailleurs sur l'action adjuvante ou empêchante des sérums neufs vis-à-vis des substances hémolytiques que j'étudiais.

Dans tous les tableaux qui vont suivre, j'entendrai donc par « dose empêchante limite » la dose minima de sérum capable de neutraliser complètement un mélange hémolytique qui donnerait seul, à 38°, avec $0^{cc},05$ de globules de Bœuf, une hémolyse complète dans un temps compris entre une demi-heure et 3 heures.

§ 2. — Inoculation d'œufs d'*Epeira diademata*.

Lapin B-1. — Lapin de $2^{kg},140$. Arrive à la fin à $3^{kg},480$. Reçoit :

8 février 1912......	2 œufs.	19 avril 1912.......	8 œufs.
15 »	2 »	26 »	20 »
22 »	2 »	3 mai 1912........	20 »
29 »	4 »	11 »	22 »
7 mars 1912......	6 »	20 »	26 »
16 »	10 »	12 août 1912........	20 »
23 »	10 »	21 février 1913......	10 »
30 »	15 »	1 mars 1913.......	20 »
4 avril 1912.......	19 »		

Le sérum fut éprouvé le 19 avril, le 11 mai et le 8 août 1912. Il donna déjà des résultats satisfaisants.

Les meilleurs essais et les plus méthodiques datent du 18 mars 1913. Ce sont eux surtout que je rapporterai.

Liquide hémolytique.	Ordre de grandeur des nombres d'œufs.	Résultat.
α. Œufs d'Épeire neufs.	Épeire : 1/3 à 1/4.	Dose empêchante limite : $0^{cc},0075$.
β. Sensibilisatrice d'Épeire concentrée + œufs d'Épeire dilués.	Sensib. : 5. Épeire : 1/12 à 1/15.	Dose empêchante limite : $0^{cc},0075$.
γ. Sensibilisatrice d'Épeire concentrée + œufs de Meta dilués.	Sensib. : 5. Meta : 1/12 à 1/15.	$0^{cc},1$ ne suffit pas.
δ. Sensibilisatrice d'Épeire diluée + œufs de Meta concentrés	Sensib. : 1/10. Meta : 5.	Dose empêchante limite : $0^{cc},005$.

Supposons un instant que la toxine d'Épeire soit composée de deux substances, « sensibilisatrice » et « complément d'Épeire », et que l'immunisation soit rigoureusement spécifique. Le sérum du lapin B-1 devrait contenir une antisensibilisatrice et un anticomplément d'Épeire. Les résultats à prévoir, pour les doses empêchantes limites, seraient :

α. Œufs d'Épeire neufs. Petite quantité suffit.

β. Sensibilisatrice d'Épeire concentrée + œufs d'Épeire dilués. Petite quantité suffit.

γ. Sensibilisatrice d'Épeire concentrée + œufs de Meta dilués. Petite quantité insuffisante.

δ. Sensibilisatrice d'Épeire diluée + œufs de Meta concentrés. Petite quantité suffit.

C'est exactement ce que nous avons.

Toutefois nous sommes déjà un peu écartés de nos prévisions théoriques par un manque de stricte équivalence. S'il y avait antisensibilisatrice et anticomplément d'Épeire, la même quantité de sérum devrait toujours neutraliser la même fraction d'œuf, que cette fraction soit à l'état d'œuf neuf ou à l'état de sensibilisatrice, qu'elle soit ou non accompagnée d'un excès de sensibilisatrice d'Épeire ou d'œufs de Meta. Or, nous constatons déjà des écarts.

Quoi qu'il en soit, l'immunisation par les œufs d'Épeire nous donne les résultats suivants :

1° On peut obtenir par l'injection d'œufs d'*Epeira diademata* un sérum antihémolytique très actif. Cela confirme les résultats de Sachs et de Belonowski.

2° Ce sérum agit contre tous les liquides dans lesquels interviennent soit l'arachnolysine intacte, soit la « sensibilisatrice d'Épeire ».

3° Quantitativement, il se comporte comme s'il était à la fois spécifique :

Contre la sensibilisatrice,

Contre l'arachnolysine intacte ou contre le complément hypothétique d'Épeire.

Il y a là une indétermination impossible à lever.

§ 3. — Inoculation d'œufs de *Meta segmentata*.

Lapin B-2. — Lapin de 2^{kg},100. Arrive à la fin à 3^{kg},110. Reçoit :

20 mars 1912	20 œufs.
26 »	30 »
31 »	60 »
4 avril 1912	77 »
19 »	29 »
26 »	60 »
3 mai 1912	60 »
11 »	82 »
20 »	88 »
28 »	77 »
12 août 1912	43 »
21 février 1913	30 »
1 mars 1913	50 »

Le sérum fut éprouvé le 19 avril, le 11 mai, le 8 août 1912. Les meilleurs essais, ceux que je rapporterai, datent du 18 mars 1913.

Liquide hémolytique.	Ordre de grandeur des nombres d'œufs.	Résultat.
α. Œufs d'Épeire neufs.	Épeire : 1/4.	Retarde un peu, plus que le sérum normal qui retarde aussi. Empêche même à dose massive ($0^{cc},2$).
β. Sensib. d'Épeire concentrée + œufs d'Épeire dilués.	Sensib. : 5. Épeire : 1/12 à 1/15.	Accélère un peu ; le sérum normal aussi.
γ. Sensib. d'Épeire concentrée + œufs de Meta dilués.	Sensib. : 5. Meta : 1/12 à 1/15.	Dose empêchante limite : $0^{cc},025$.
δ. Sensib. d'Épeire diluée + œufs de Meta concentrés.	Sensib. : 1/10. Meta : 5.	$0^{cc},1$ ne suffit pas.

Le sérum de ce lapin n'agit d'une manière sensible que dans les cas où interviennent les œufs de *Meta*. Il est spécifique de l'antigène qui lui a donné naissance. Il est d'ailleurs moins actif que le sérum obtenu avec les œufs d'Épeire.

Lapin B-28. — Lapin de $2^{kg},500$. Reçoit :

16 avril 1913	15 œufs.
24 »	25 »
2 mai 1913	36 »
9 »	60 »
16 »	60 »
2 juin 1913	90 »
9 »	114 »

Épreuve du sérum le 29 mai 1913.

Liquide hémolytique.	Ordre de grandeur des nombres d'œufs.	Résultat.
α. Œufs d'Épeire neufs.	Épeire : 1/3.	$0^{cc},2$ retarde un peu, moins que le sérum normal. $0^{cc},1$ et moins accélèrent ; le sérum normal aussi.
β. Sensib. d'Épeire concentrée + œufs d'Épeire diluée.	Sensib. : 5. Épeire : 1/12.	Accélère un peu ; le sérum normal aussi.

Liquide hémolytique.	Ordre de grandeur des nombres d'œufs.	Résultat.
γ. Sensib. d'Épeire concentrée + œufs de Meta dilués.	Sensib. : 5 à 7,5. Meta : 1/15 à 1/20.	Dose empêchante limite : 0cc,0075 à 0cc,01.
δ. Sensib. d'Épeire diluée + œufs de Meta concentrés.	Épeire : 1/10. Meta : 5.	0cc,2 ne suffit pas.

Une nouvelle épreuve fut faite le 17 juin pour le mélange :

γ. Sensib. d'Épeire concentrée + œufs de Meta dilués.	Sensib. : 4. Meta : 1/15.	Dose empêchante limite : 0cc,0025 juste suffit.

Mêmes conclusions que pour le lapin B-2, mais ici le sérum est extrêmement actif.

Lapin B-30. — Lapin de 2kg,210. Reçoit :

16 avril 1913	25 à 30 œufs.
24 »	40 »
2 mai 1913	60 »
9 »	80 »
16 »	80 »

Épreuve le 3 juin.

Je ne fis avec ce sérum que des essais contre le mélange « sensibilisatrice concentrée + œufs de Meta dilués ». Je voulais voir quelle était quantitativement la spécificité du sérum. Les essais ont été faits en deux groupes : ceux appartenant au même groupe sont entièrement comparables, ayant été exécutés avec les mêmes liquides :

	Mélange.	Dose empêchante limite.
I.	7,5 œufs de sensibilisatrice d'Épeire + 1/5 œuf de Meta.	0cc,025.
	5 œufs de sensibilisatrice d'Épeire + 1/5 œuf de Meta.	0cc,025.
	2,5 œufs de sensibilisatrice d'Épeire + 1/5 œuf de Meta.	0cc,025.
II.	5 œufs de sensibilisatrice d'Épeire + 1/5 œuf de Meta.	0cc,025 suffit à peine.
	5 œufs de sensibilisatrice d'Épeire + 1/5 œuf de Meta.	0cc,025 suffit juste.
	7,5 œufs de sensibilisatrice d'Épeire + 1/15 œuf de Meta.	0cc,0125 suffit à peine.

Le sérum est plus faible que celui du lapin B-28, peut-être un peu plus fort que celui de B-2. — Les expériences relatives

à ce B-30 nous donnent des conclusions nouvelles qui ressortent de la considération des trois expériences I et des deux premières expériences II :

Quelle que soit la quantité de sensibilisatrice d'Épeire dans un mélange « sensibilisatrice + œufs de Meta », la même quantité d'œufs de *Meta* est neutralisée par la même quantité de sérum antiMeta.

Le sérum préparé par les œufs de *Meta segmentata* est donc qualitativement et quantitativement spécifique de ces œufs dans les mélanges hémolytiques où ils interviennent.

§ 4. — Inoculation de sensibilisatrice d'Épeire.

Lapin B-6. — Le lapin B-6 reçoit :

4 mai 1912	15 œufs de sensibilisatrice	d'Épeire.
12 »	15	»	»
16 »	25	»	»
22 »	30	»	»
28 »	30	»	»
3 juin 1912	30	»	»
12 août 1912	45	»	»
23 février 1913	33	»	»
1er mars 1913	67	»	»

Épreuve le 22 mai, le 3 juin, le 3 août 1912, le 18 mars 1913. Je rapporterai les derniers essais.

Nature du liquide.	Ordre de grandeur des nombres d'œufs.	Résultat.
α. Œufs d'Épeire neufs.	Épeire : 1/3 à 1/4.	Dose empêchante limite : 0cc,005 à 0cc,0075.
β. Sensibilisatrice d'Épeire concentrée + œufs d'Épeire dilués.	Sensib. : 5. Épeire : 1/12 à 1/15.	Dose empêchante limite : 0cc,01.
γ. Sensibilisatrice d'Épeire concentrée + œufs de Meta dilués.	Sensib. : 5. Meta : 1/12.	0cc,1 ne suffit pas.
δ. Sensibilisatrice d'Épeire diluée + œufs de Meta concentrés.	Sensib. : 1/10. Meta : 5.	Dose empêchante limite : 0cc,0025 suffit juste.

Ce sérum donne des résultats identiques, qualitativement, à ceux donnés par le lapin B-1 (préparé aux œufs d'Épeire). Il

agit contre tous les liquides dans lesquels interviennent soit l'arachnolysine intacte, soit la sensibilisatrice.

Si l'on admet l'hypothèse de la nature « sensibilisatrice + complément » de l'arachnolysine, ce sérum n'est pas spécifique de la sensibilisatrice.

En effet, pour les mélanges β, nous aurions :

« Grande quantité de sensibilisatrice + (peu de sensib. + peu de complément) », la parenthèse correspondant aux œufs d'Épeire dilués. Le mélange β serait donc :

« Beaucoup de sensibilisatrice + peu de complément ».

Si le sérum était spécifique de la sensibilisatrice, il faudrait, pour neutraliser, beaucoup de sérum, au moins la dose nécessaire pour les liquides γ (0cc,1 insuffisant). Or, 0cc,01 suffit. Il semblerait plutôt que le sérum de B-6 soit, comme celui du B-1, spécifique à la fois contre la sensibilisatrice et contre l'arachnolysine entière.

Ce lapin B-6 avait été soumis à une immunisation prolongée. Or, nous nous rappelons que la sensibilisatrice a sur certains sangs sensibles une action directe, extrêmement faible, à vrai dire, mais réelle : elle a donc dans certains cas les propriétés de l'arachnolysine pure. Il se pourrait qu'une immunisation prolongée pût donner, avec de la sensibilisatrice, un anticorps contre l'arachnolysine entière. On sait, en effet, qu'on peut obtenir des anticorps par injection d'un antigène en quantité extrêmement faible.

Je jugeai donc utile de refaire un lapin à la sensibilisatrice avec une immunisation plus courte, pour éliminer ce facteur aberrant possible. Avec une immunisation courte, si j'obtenais un sérum très actif, je pouvais légitimement attribuer la formation des anticorps à l'antigène « sensibilisatrice » seul.

Lapin B-41. — Lapin de 2,kg450. Reçoit :

4 décembre 1913	15	œufs de sensibilisatrice	d'Épeire.
10 »	20	»	»
20 »	40	»	»
9 janvier 1914	50	»	»
16 »	50	»	»

Épreuve le 23 janvier 1914.

Les essais que je fis furent plus précis que ceux relatifs au

lapin B-2, en ce qui concerne le point de vue quantitatif. J'essayai de plus l'action sur un nouveau mélange ε (œufs de Meta concentrés + œufs d'Épeire dilués). Voici un tableau global des résultats :

Nature du liquide.	Ordre de grandeur des nombres d'œufs.	Résultat.
α. Œufs d'Épeire neufs.	Épeire : 1/4.	Dose empêchante limite : 0cc,0025.
β. Sensibilisatrice d'Épeire concentrée + œufs d'Épeire dilués.	Sensib. : 5. Épeire : 1/10 à 1/12.	Dose empêchante limite : 0cc,0075 à 0cc,01.
γ. Sensibilisatrice d'Épeire concentrée + œufs de Meta dilués.	Sensib. : 5. Meta : 1/12.	Dose empêchante limite : 0cc,025.
δ. Sensibilisatrice d'Épeire diluée + œufs de Meta concentrés.	Sensib. : 1/10. Meta : 5 à 10.	Dose empêchante limite : 0cc,0025.
ε. Œufs d'Épeire dilués + œufs de Meta concentrés.	Épeire : 1/12. Meta : 5.	Dose empêchante limite : 0cc,001.

Le sérum est plus puissant que celui de B-6, quoique obtenu avec une immunisation beaucoup moins prolongée. Nous avons donc toutes les chances pour que l'antigène qui a agi soit la sensibiilsatrice.

Le résultat est le même que pour le sérum B-6 : spécificité à la fois contre la sensibilisatrice et contre l'arachnolysine intacte. — Toutefois ici, dans nos mélanges avec sensibilisatrice concentrée, nous arrivons à la neutralisation par 0cc,025 seulement.

Voici maintenant un exposé des résultats groupés de façon à vérifier des points déterminés (chiffres = nombres d'œufs).

1° — Pour voir si le sérum est quantitativement spécifique de la sensibilisatrice.

A. Sensibilisatrice diluée (S) + Meta concentrée (M) variable :

10 M + 1/10 S.	Dose empêch. limite :	0cc,0025.
2 M + 1/10 S.	» »	0cc,00125 juste suffisant.
1 M + 1/10 S.	» »	0cc,001 suffisant; seuil inconnu.
10 M + 1/10 S.	» »	0cc,0025.
1 M + 1/10 S.	» »	0cc,001.

B. Sensibilisatrice concentrée (S) + Épeire diluée (E) ou + Meta diluée (M).

5 S + 1/10 E.	Dose empêch. limite :	0cc,0075.
5 S + 1/12 M.	» »	0cc,025 suffisant; seuil inconnu.
5 S + 1/10 E.	» »	0cc,0075 juste suffisant.
5 S + 1/12 M.	» »	0cc,025.
10 S + 1/12 E.	» »	0cc,025.
10 S + 1/12 M.	» »	0cc,05 insuff., mais seuil pas loin.

Comparons ces résultats avec ce que nous devrions avoir si notre schéma « sensibilisatrice + complément » était réel et si le sérum était vraiment spécifique de la sensibilisatrice.

Dans les essais A (sensibilisatrice diluée + Meta concentrée variable), une même dose de sérum devrait compenser la même dose de sensibilisatrice, quelle que soit la quantité de Meta ajoutée. — Or quand la quantité de Meta varie (de 1 à 10), la quantité de sérum varie de 1 à 2,5. Il existe un écart très net :

Dans les essais B (sensibilisatrice concentrée + Épeire diluée ou Meta diluée), la quantité de sérum devrait être à peu près la même dans les deux cas, car le petit supplément de sensibilisatrice apporté par la fraction d'Épeire diluée est très faible vis-à-vis de l'excès de sensibilisatrice concentrée. Or, il y a variation de 75 à 250, plus de 1 à 3 : il faut moins de sérum quand la grande quantité de sensibilisatrice est en présence d'Épeire diluée pure que lorsqu'elle est en présence de Meta diluée.

Notre sérum ne s'oppose donc pas spécifiquement à la sensibilisatrice d'Épeire, il s'oppose ici nettement à l'arachnolysine entière diluée.

2° — Pour voir si le sérum est quantitativement spécifique de l'arachnolysine entière.

A. Épeire diluée (E) + rien ou + sensibilisatrice concentrée (S).

1/4 E.	Dose empêch. limite :	0cc,0025.
1/4 E. + 5 S.	» » :	0cc,0125 insuffisant.

B. Épeire diluée (E) + sensibilisatrice concentrée (S) ou + Meta concentrée (M).

1/12 E + 5 S.	Dose empêch. limite :	0cc,0075 juste suffisant.
1/12 E + 5 M.	» » :	0cc,001.

Dans les essais A comme dans les essais B, il devrait falloir la même quantité de sérum pour la même dose d'Épeire pure, quel que soit l'excès de sensibilisatrice ou de Meta ajouté. Or, il en faut beaucoup plus lorsqu'il y a grand excès de sensibilisatrice.

Il n'y a donc spécificité quantitative absolue du sérum B-41 ni contre la sensibilisatrice, ni contre l'arachnolysine pure.

Les immunisations contre la sensibilisatrice nous donnent en somme un sérum ayant les propriétés suivantes :

Qualitativement, il agit contre les mélanges hémolytiques divers absolument comme le sérum préparé à l'arachnolysine intacte : c'est-à-dire qu'il s'oppose également à l'arachnolysine entière et à la sensibilisatrice.

Il n'est quantitativement spécifique ni de l'une, ni de l'autre.

Quand il y a grand excès de sensibilisatrice ou grand excès d'œufs de Meta, il faut toujours, pour neutraliser, une grande quantité de sérum, plus grande que celle que l'on devrait employer s'il y avait spécificité quantitative.

§ 3. — Conclusions relatives aux sérums antihémolytiques.

Résumons les résultats relatifs aux trois catégories de sérums obtenus :

I. — Par les œufs d'*Epeira diademata*.

Le sérum agit contre tous les liquides où interviennent soit l'arachnolysine intacte, soit la « sensibilisatrice d'Épeire ». — Quantitativement, il semble être à la fois spécifique de la sensibilisatrice et de l'arachnolysine entière.

II. — Par les œufs de *Meta segmentata*.

Le sérum est rigoureusement spécifique des œufs de *Meta segmentata*, qualitativement et quantitativement.

III. — Par la « sensibilisatrice d'Épeire ».

Le sérum agit qualitativement tout à fait comme s'il avait été préparé avec de l'arachnolysine pure. — Quantitativement il n'est d'ailleurs spécifique ni de l'arachnolysine entière, ni de la sensibilisatrice.

Quelles connaissances tirer de ces résultats au sujet de nos substances : « sensibilisatrice d'Épeire », « complément hypothétique d'Épeire », « complément de Meta » ?

Et d'abord, en ce qui concerne le « complément d'Épeire », comme nous ne le connaissons point pur et que nous le faisons intervenir uniquement à l'état d'arachnolysine entière diluée, nous ne pouvons pas faire de distinction : nous ne savons

jamais si l'un de nos sérums agit contre le « complément d'Épeire » ou contre l'arachnolysine entière. Nous ne savons donc point non plus si ce « complément » peut donner des anticorps spécifiques.

Le « complément de Meta », bien qu'il se rapproche de l'arachnolysine par toutes ses propriétés, a cependant, comme antigène, une individualité bien tranchée. Quel que soit le mélange dans lequel on essaie de le neutraliser, il ne peut l'être qu'au moyen du sérum préparé par les œufs de *Meta* : dans ce cas, la neutralisation est strictement quantitative.

La « sensibilisatrice d'Épeire » est un antigène dont l'individualité est beaucoup moindre. Le sérum qu'elle donne agit tout aussi bien contre l'arachnolysine entière (peut-être contre le « complément d'Épeire ») que contre la « sensibilisatrice » pure. — Peut-être le traitement à l'acide altère-t-il assez le « complément d'Épeire » pour le supprimer au point de vue de l'hémolyse et le laisse-t-il assez intact pour qu'il puisse donner des anticorps?

En tout cas, ni la « sensibilisatrice d'Épeire », ni l'arachnolysine entière (ou le « complémen thypothétique d'Épeire ») ne semblent garder leur individualité dans les divers mélanges; le « complément de Meta » en garderait une beaucoup plus grande.

Nous avions, dans le chapitre précédent, formulé une conclusion certaine : l'arachnolysine est une hémolysine à mécanisme complexe. Nous avions émis ensuite une hypothèse sur la constitution « sensibilisatrice + complément » de l'arachnolysine.

Mes expériences sur les sérums antihémolytiques laissent intacte la conclusion, mais elles justifient encore les réserves que nous avions faites sur l'hypothèse.

Note sur l'action du sérum de lapin neuf.

Au cours des expériences sur les sérums, j'ai pu faire quelques observations accessoires que je veux rapporter en dehors de l'ensemble formé par ce chapitre. Elles sont relatives à

l'action du sérum de Lapin neuf vis-à-vis des différents liquides hémolytiques que j'employais.

Liquide hémolytique.	Action du sérum de Lapin neuf.
α. Œufs d'Épeire neufs.	0cc,2 retarde un peu. 0cc,1 accélère ou retarde un peu ; moins de 0cc,1 accélère.
β. Sensibilisatrice concentrée + Épeire diluée.	0cc,2 et 0cc,1, accélèrent un peu.
γ. Sensibilisatrice concentrée + Meta diluée.	0cc,2 et 0cc,1 accélèrent ou retardent.
δ. Sensibilisatrice diluée + Meta concentrée.	0cc,2 et 0cc,1 retardent.

Le sérum de Lapin neuf a donc sur nos mélanges une action retardatrice ou accélératrice, suivant le mélange et la quantité de sérum employée.

Ceci est à rapprocher de l'aide que les sérums normaux apportent à l'action directe des œufs de *Meta* sur le sang de Rat et à l'action directe de la « sensibilisatrice » sur le même sang.

Jamais l'addition de sérum neuf ne rend hémolytique un liquide qui ne l'est pas. Elle a parfois une action adjuvante ou retardatrice lorsque le liquide est par lui-même hémolytique.

CHAPITRE IV

PROPRIÉTÉS HÉMOLYTIQUES DES ŒUFS CHEZ DIVERS ARANÉIDES.

Au cours de ce travail, je récoltai les œufs ou j'obtins les pontes d'un certain nombre d'espèces d'Araignées.

Chaque fois qu'il y avait certitude sur l'origine des œufs, je fis des essais pour voir s'ils possédaient une propriété hémolytique directe ou s'ils possédaient, comme les œufs de *Meta segmentata*, une propriété « complémentaire » vis-à-vis de l'arachnolysine inactivée. Ce sont ces essais que je rapporterai dans ce paragraphe. Le sang réactif était, sauf exceptions signalées, le sang de Bœuf.

§ 1. — Œufs ne possédant ni pouvoir hémolytique direct, ni propriété « complémentaire » vis-à-vis de la « sensibilisatrice d'Épeire ».

Les œufs d'un certain nombre d'espèces se montrèrent, directement, tout à fait inactifs. Parmi eux, j'en essayai un certain nombre qui me donnèrent également un résultat négatif au point de vue « complémentaire » (essai avec 1/2 centimètre cube de sensibilisatrice d'Épeire à l'acide, correspondant à cinq œufs).

Je donnerai ci-dessous le tableau des essais. — Les espèces marquées d'un astérisque furent essayées aux deux points de vue : hémolyse directe et pouvoir « complémentaire ». Les autres seulement au point de vue de l'hémolyse directe.

Famille.	Espèce.	Lot essayé.
Dictynides.	* *Amaurobius similis* Blackw.	8 œufs.
»	*Dictyna sp.*	1/2 ♀ adulte entière de 3-4 mm.
Dysdérides.	* *Segestria florentina* Rossi.	10 œufs.
Théridiides.	* *Theridion denticulatum* Walck.	5 »
Thomisides.	* *Xysticus lanio* C. Koch.	8 »
»	* *Philodromus margaritatus* Clerck.	8 »
Clubionides	*Micrommata virescens* Clerck.	5 jeunes fraîchement écloses.
»	*Clubiona corticalis* Walck.	5 œufs.
»	* » *pallidula* Clerck.	8 »
»	* *Chiracanthium punctorium* Vill.	10 »
»	* » *erraticum* Walck.	10 »
»	*Agroeca brunnea* Blackw.	5 »
Agélénides.	* *Tegenaria parietina* Fourcroy.	6 »
»	» *agrestis* Walck.	10 »
Lycosides.	*Pisaura mirabilis* Clerck.	10 jeunes encore en cocon mais déjà pigmentées.
»	*Pardosa lugubris* Walck.	10 jeunes fraîchement écloses.
Salticides. (Attides)	* *Sitticus floricola* C. Koch.	8 œufs.

§ 2. — Œufs directement hémolytiques.

Je n'insisterai pas ici sur les œufs de l'*Epeira diademata*; c'est avec eux que fut découverte l'arachnolysine et ils constituèrent mon principal matériel d'étude.

A propos de la localisation de l'arachnolysine, nous avons vu que les œufs d'*Epeira cornuta* et de *Zilla X-notata* possédaient des propriétés hémolytiques identiques à celles de l'*Epeira diademata*. J'ai retrouvé la même arachnolysine chez divers Épeirides et décelé des hémolysines dans deux autres familles d'Araignées.

A. — Épeirides.

Epeira diademata Clerck. — Voir les diverses parties de ce travail.

Epeira cornuta Clerck. — Voir les expériences faites sur cette espèce, relatives à la localisation de l'arachnolysine.

Voici quelques chiffres, pour donner une idée de la puissance hémolytique de ces œufs (1 œuf pèse environ $0^{mgr},4$) :

Étuve à 35°.

2 œufs........	Hémolyse	complète	en 15 minutes.	
1 »	»	»	en moins de 3 heures.	
1/2 »	»	avancée	en 3 h. 15.	
1/4 »	»	nulle.		

En tenant compte des grosseurs respectives, on voit que les œufs de l'*Epeira cornuta* ont une puissance hémolytique encore considérable, mais cependant plus faible que celle des œufs de l'*Epeira diademata* (dont 1 œuf pèse environ 2/3 de milligramme).

Epeira umbratica Clerck. — Cinq jeunes araignées fraîchement écloses (taille analogue à celle des jeunes *Epeira diademata*) donnent une hémolyse complète en deux minutes.

Epeira Redii Scop. — Cinq jeunes *Epeira Redii* fraîchement écloses (taille analogue à celle des jeunes *Meta segmentata*) donnent une hémolyse complète en quatre minutes.

Epeira quadrata Clerck. — Œufs tout à fait analogues à ceux de l'*Epeira diademata*. Cinq œufs donnent une hémolyse immédiate.

Epeira labyrinthea Hentz. — Cocons desséchés provenant du Mexique (1). Dans ces cocons, je trouve des araignées déjà

(1) Matériel communiqué par M. Lucien Berland, préparateur au Muséum d'histoire naturelle, à qui je dois également un grand nombre de déterminations. Je tiens à lui exprimer mes plus sincères remerciements.

pigmentées, noircies par la dessiccation. Huit de ces araignées donnent avec des globules de Bœuf une hémolyse immédiate.

J'ai fait un essai par dilution :

Étuve à 38° pendant 2 h. 1/2, puis température ordinaire.

1 araignée..........	Hémolyse complète en 2 h. 1/2 à 3 heures.
1/2 »	» avancée en 17 heures.
1/4 »	Début d'hémolyse en 17 heures.
1/8 »	Hémolyse nulle.

Zilla X-notata Clerck. — Les œufs de *Zilla X-notata* sont bruns et analogues, comme dimensions, à ceux de l'*Epeira diademata;* ils donnent des macérations un peu plus troubles.

Leurs propriétés hémolytiques sont tout à fait analogues, qualitativement et quantitativement, à celles des œufs de l'*Epeira diademata*. Les deux espèces d'œufs sont interchangeables, on peut préparer de la « sensibilisatrice » avec une espèce et la « compléter » avec des œufs dilués de l'autre.

Je n'insisterai donc pas autrement sur *Zilla X-notata*.

Singa hamata Clerck. — Vingt œufs pèsent 3^{mgr},7 (1 œuf pèse donc environ 0^{mgr}, 18). Dix œufs donnent avec des globules de Bœuf une hémolyse complète en deux minutes.

J'ai fait un essai par dilution :

Étuve à 35°.

1/4 d'œuf...........	Hémolyse complète en 1/2 heure.
1/8 »	Hémolyse très avancée en 5 heures (elle se complète par la suite).

Les œufs de *Singa* traités par un acide donnent, tout comme les œufs d'Épeire, une « sensibilisatrice » réactivable par les œufs de *Meta* :

Broyé 16 œufs de *Singa* dans 1 cc. d'eau physiologique. Ajouté 0^{cc},1 d'HCl décinormal. Neutralisé par 0^{cc},1 de CO^3Na^2 décinormal.

Fait deux tubes :

N° 1. 1/2 cc. de liquide traité à l'acide.

N° 2. 1/2 cc. de liquide traité à l'acide + 5 œufs de *Meta segmentata*.

Ajouté des globules de Bœuf et mis à l'étuve à 36°.

Le premier tube reste intact. Le deuxième est complètement hémolysé en moins de vingt minutes.

B. — Théridiides.

Nous avons vu que les œufs du *Theridion denticulatum* Walck. ne sont pas hémolytiques. J'ai trouvé, par contre, une hémolysine très active chez le *Theridion lineatum* Clerck.

Theridion lineatum Clerck. — Œufs de dimensions identiques à celles des œufs de *Meta segmentata*. Voici un essai par dilution :

Fait des tubes avec :
4 œufs, 2, 1, 1/2, 1/4, 1/8.
Globules de Bœuf.
Après 12 minutes. — 4 œufs : hémolyse complète.
Après 1 h. 10. — 4 et 2 : complète ; — 1 : léger louche : — 1/2 : début.
Après 19 heures. — 4, 2, 1 : complète ; — 1/2 : presque complète ; — 1/4 : avancée ; — 1/8 : assez avancée.

J'ai essayé de faire avec les œufs de *Theridion* une « sensibilisatrice » à l'acide et de voir si je pouvais la réactiver par des œufs de *Meta segmentata* ou des mêmes œufs de *Theridion lineatum* dilués. J'ai aussi essayé de réactiver, avec ces œufs dilués, de la « sensibilisatrice d'Épeire ».

Broyé 20 œufs de *Theridion lineatum* dans 2 cc. d'eau physiologique. Filtré. Traité par 0cc,2 d'HCl décinormal et neutralisé au carbonate de soude. Ce liquide est inactif.

Son mélange avec des œufs de *Meta* (1 cc. de liquide + 10 œufs de *Meta*) est hémolytique.

Broyé 30 œufs de *Theridion lineatum* dans 2 cc. d'eau physiologique. Filtré. Traité par 0cc,2 d'HCl décinormal et neutralisé au carbonate de soude.

Pris, d'autre part, de la « sensibilisatrice d'Épeire » à l'acide, contenant 10 œufs par cc.

Fait :
N° 1. — 1/4 d'œuf de Theridion.
N° 2. — 1/4 d'œuf de Theridion + 1/2 cc. de « sensibilisatrice d'Épeire ».
N° 3. — 1/4 d'œuf de Theridion + 1 cc. de « sensibilisatrice de Theridion ».
N° 4. — 1 cc. de « sensibilisatrice de Theridion ».
Globules de Bœuf.
Après 14 minutes. — N° 2 : complètement hémolysé.

Après 3 heures. — N° 3 : ne présentant plus qu'un léger louche.

Après 18 heures. — N° 1 : Rien. — N° 2 : hémolyse complète. — N° 3 : hémolyse complète. — N° 4 : traces.

Ajouté au n° 4 dix œufs de *Meta*. — 3/4 d'heure après, il présente une hémolyse avancée.

Tout cela nous montre que la substance hémolytique du *Theridion lineatum* semble identique à l'arachnolysine des Épeires.

C. — Agélénides.

Nous avons vu que les œufs de *Tegenaria parietina* Fourcroy et de *Tegenaria agrestis* Walck. sont sans action sur les globules de Bœuf. Il n'en est pas de même pour les œufs de *Tegenaria atrica* C. Koch, espèce très souvent trouvée avec *T. parietina* dans les endroits abrités des jardins ou dans les caves bien éclairées.

Cette grande différence qui existe, au point de vue de l'hémolyse, entre des espèces du même genre et les particularités qui marquent les processus d'hémolyse par œufs de *Tegenaria atrica* rendaient intéressante une étude plus approfondie de ces derniers.

α. Étude des œufs hémolytiques de « Tegenaria atrica C. Koch. » — Un œuf de *Tegenaria atrica* pèse de 1 mgr. à 1 mgr., 35. — Le tableau suivant donnera une idée de la puissance hémolytique de ces œufs sur des globules de Bœuf.

Nombre d'œufs (eau physiologique).	Température.	Hémolyse.
1	15°	complète en moins de 3 heures.
1	37°	» en 9 minutes.
1/2	15°	avancée en 3 heures.
1/2	37°	complète en moins d'une heure un quart.
1/2	37°	» en moins de 35 minutes.
1/4	15°	début en 3 heures.
1/4	37°	complète en moins d'une heure un quart.
1/4	37°	» en environ 1 heure.
1/8	37°	léger louche en 1 heure un quart.
1/8	37°	assez avancée en 35 minutes; reste ainsi.
1/16	37°	début en 1 heure et quart; reste ainsi.
1/16	37°	traces en trois heures; reste ainsi.

En tenant compte de la différence de grosseur, on voit que la puissance hémolytique de ces œufs est plus faible que celle

des œufs de l'*Epeira diademata*. Elle est cependant encore très grande.

Des macérations concentrées faites à l'eau distillée et resalées (par exemple à dix œufs par centimètre cube) se montrent très actives : cinq œufs donnent une hémolyse très rapide.

Essais avec des sangs divers. — J'ai essayé l'action des œufs de *Tegenaria atrica* sur des sangs divers dans le but de voir si le tableau des sangs sensibles et insensibles était le même que pour l'arachnolysine d'Épeire et pour le mélange « sensibilisatrice d'Épeire + œufs de *Meta* ».

Ci-dessous le tableau des essais (sang sensible = +). La dose essayée était : cinq œufs dans de l'eau physiologique.

CHEVAL.	PORC.	MOUTON.	COBAYE.	CHIEN.	PIGEON.	CANARD.	POULE.	HOMME.	BŒUF.	LAPIN.	SOURIS. (noire).	RAT (blanc).
0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+

On remarque deux différences avec les tableaux relatifs à l'arachnolysine et au mélange « sensibilisatrice + œufs de *Meta* » :

1° Le sang de Poule est insensible. Il était assez sensible aux autres substances.

2° Le sang de Canard est insensible (dix œufs ne donnent rien).

Il présentait pour les autres substances une sensibilité très faible mais très nette.

Voilà donc une première particularité de l'hémolyse par les œufs de *Tegenaria atrica*.

Localisation, dans les œufs, de la propriété hémolytique. — Pontes successives. — La propriété hémolytique de *Tegenaria atrica* semble bien, tout comme celle des Épeires, être une propriété des organes génitaux femelles.

La macération d'une jeune *Tegenaria atrica* femelle de 5-6 mois se montra inactive.

D'autre part, je fis un essai avec une *Tegenaria atrica* venant de pondre. Les araignées de cette espèce font plusieurs pontes successives, tout comme les *Zilla*. Je fis donc l'essai en séparant l'ovaire du reste, car il aurait pu se faire que l'ovaire contînt déjà des ovules avancés de la ponte suivante.

14 juin. — *Tegenaria atrica* ♀ prise le 3 juin avec 2 cocons. Le plus récent contient de jeunes araignées fraîchement écloses.

Le 13, elle pond un troisième cocon contenant 32 œufs d'un poids total de 35 mgr. L'araignée pèse alors 375 mgr.; longueur totale : 15 mm.

La masse ovarienne disséquée se présente, étalée, sous la forme d'une tache de 4 mm. de diamètre. Les ovules sont petits et translucides, très peu avancés.

Broyé les ovules dans 1 cc. d'eau physiologique, le reste de l'araignée dans 4 cc. et 5 œufs du cocon dans 1 cc. Filtré après 1 heure environ. Fait des tubes avec 1 cc. de chaque liquide. Ajouté des globules de Bœuf.

Le tube contenant les œufs donne une hémolyse complète en 1 h. 1/2 environ. Les autres ne donnent rien.

L'araignée ayant pondu ne contient donc plus d'hémolysine. L'araignée non adulte de l'essai précédent n'en contenait pas encore.

J'ai voulu comparer, au point de vue du pouvoir hémolytique les pontes successives d'une même Tégénaire.

15 juin. — *Tegenaria atrica* capturée au début de mai et conservée, bien nourrie de mouches, dans un verre.

Pond un premier cocon (96 œufs = 115 mgr.) le 7 mai, un deuxième (104 œufs = 141 mgr.) le 18 mai, un troisième le 29 mai, un quatrième le 7 juin. Conservé ces œufs à la glacière. Le 15 juin ils sont encore frais, sauf ceux du deuxième cocon qui sont un peu mouillés et ratatinés.

Fait des lots de 5 œufs de chaque cocon et broyé chaque lot dans 1 cc. d'eau physiologique. Filtré. Mis des globules de Bœuf.

Les tubes correspondant au premier, au troisième et au quatrième cocon commencent à s'hémolyser en même temps au bout de trois à quatre minutes.

Pour le premier : léger louche en 19 minutes, hémolyse complète en plus de 23 minutes et moins de 1 h. 10.

Pour le troisième : léger louche en 15 minutes environ, hémolyse complète en 19 minutes.

Pour le quatrième : léger louche en 23 minutes, hémolyse complète en plus de 23 minutes et moins de 1 h. 10.

Pour le deuxième cocon, dont les œufs étaient en mauvais état, début d'hémolyse en 8 minutes, léger louche en 8 h. 1/2.

Les 3 cocons en bon état donnent des résultats très analogues, sans différences systématiques.

Le rang de ponte d'un cocon n'a donc aucune influence sur la puissance hémolytique des œufs qu'il contient.

Action de la chaleur. — J'ai essayé l'action de la chaleur sur les macérations d'œufs de *Tegenaria atrica*.

Les macérations étaient faites à l'eau distillée, à raison de dix œufs par centimètre cube. Les prises d'essai étaient de un demi-centimètre cube, mises en contact avec un centimètre cube de globules de Bœuf dilués à 5. p. 100. L'activité des macérations était vérifiée avant le chauffage. Voici le tableau des résultats :

Température.	Temps de chauffage.	Hémolyse.
60°-61°	2 h. 5	0
61°-63°	1 h. 1/2	0
60°-63°	1 h. 1/2	0
60°-62°	20 m.	0
61°	5 m. + 5 m.	0
60°-61°	+ 8 m.	fort début en 21 heures.
61°	5 m.	léger début en 9 heures.
58°	20 m.	complète en moins de 35 minutes.
49°	1/2 h.	nulle en 3 heures.
49°	1/4 h.	très avancée en 3 heures.
40°	1 h.	avancée en 25 minutes.

Une macération à l'eau distillée, à dix œufs par centimètre cube, est donc détruite par un chauffage d'une dizaine de minutes à 60-62° ou d'une demi-heure vers 50°. La fixation de ces temps, relativement courts, n'a d'ailleurs, nous l'avons dit, aucune signification bien nette, étant donné le temps nécessaire pour la mise en équilibre.

Nous pouvons toutefois dire que la chaleur modérée affaiblit, puis détruit la propriété hémolytique des macérations d'œufs de *Tegenaria atrica*. La destruction semble bien plus facile que pour les œufs d'*Epeira diademata*.

Action d'un acide. — L'addition d'acide chlorhydrique à une macération d'œufs de *Tegenaria atrica* détruit la propriété

hémolytique. J'ai cherché l'ordre de grandeur de la concentration nécessaire. J'opérai de la même façon que pour les œufs d'Épeire et de *Meta*.

Pour inactiver une macération à deux œufs par centimètre cube d'eau physiologique, il suffit que ce centimètre cube contienne $0^{cc},2$ d'acide chlorhydrique N/100, c'est-à-dire que la concentration soit N/500.

C'est exactement la concentration qui inactive une solution moyenne de « complément de *Meta* ». Toutes les destructions de pouvoir hémolytique ou « complémentaire » ont donc lieu pour des concentrations du même ordre de grandeur.

Essais de réactivation des macérations d'œufs de Tegenaria atrica inactivées par la chaleur ou l'acide. — J'ai essayé de voir, s'il y avait, pour les œufs de *Tegenaria atrica* des faits comparables à ceux trouvés chez les Épeires, relativement à la nature complexe de la toxine. Autrement dit, j'ai voulu voir s'il y avait une « sensibilisatrice de Tégénaire ». — Pour cela, j'ai tenté de réactiver les macérations d'œufs de *Tegenaria atrica* inactivées par la chaleur ou l'acide, en utilisant les divers moyens que j'avais essayés pour l'Épeire.

J'essayai les sérums de Bœuf et de Cheval.

22 œufs de *T. atrica* broyés dans $2^{cc},2$ d'eau physiologique. Ajouté $0^{cc},2$ d'HCl N/10, puis autant de CO^3Na^2. Fait des tubes avec 1/2 cc. de liquide. Ajouté à deux d'entre eux respectivement 1/4 de cc. de sérum de Bœuf et 1/4 de cc. de sérum de Cheval. Mis des globules de Bœuf. Aucune hémolyse.

Les sérums employés ne réactivent donc pas le liquide à l'acide.

J'essayai les œufs de *Meta segmentata*.

J'en ajoutai d'abord à des macérations d'œufs de *Tegenaria atrica* faites à l'eau distillée et inactivées par la chaleur. Les doses correspondaient à cinq œufs de chaque espèce. Les macérations inactivées furent celles chauffées :

2 h. 5 à 60°-61°.
1 h. 1/2 à 61°-63°.
1 h. 1/2 à 60°-63°.
20 minutes à 60°-62°.
5 minutes + 5 minutes, à 61°.

Jamais je n'obtins d'hémolyse.

J'en ajoutai ensuite à des macérations inactivées par l'acide chlorhydrique.

1 cc. d'eau physiologique contenant 10 œufs de *Tegenaria atrica* est acidulé par 0cc,2 d'HCl décinormal, puis neutralisé par CO^3Na^2.

J'ajoute 17 œufs de *Meta* puis des globules de Bœuf. Aucune hémolyse.

1/2 cc. de liquide contenant 5 œufs de *Tegenaria atrica* est acidulé par 0cc,25 d'HCl commercial (22° Baumé) à 1 p. 100, puis dialysé.

Après resalage, j'ajoute 5 œufs de *Meta* et des globules de Bœuf. Aucune hémolyse.

Les œufs de *Meta segmentata* ne réactivent donc ni les liquides chauffés ni ceux à l'acide.

Je tentai de réactiver par des œufs de *Tegenaria parietina* Fourcroy (non hémolytiques).

Chez les Épeirides, les œufs d'un certain nombre d'espèces contiennent de l'arachnolysine, ont une propriété hémolytique directe, tandis que ceux d'autres espèces en sont dépourvus. Toutefois les œufs de ces dernières espèces, non hémolytiques par eux-mêmes, contiennent un « complément » : ils sont capables de réactiver de l'arachnolysine inactivée par la chaleur ou l'acide. Nous connaissons déjà comme œufs « complémentaires » ceux de *Meta segmentata*, nous en verrons d'autres.

Par analogie, je me suis demandé si les œufs de *Tegenaria parietina*, non hémolytiques, n'étaient pas capables de réaticver les œufs de *Tegenaria atrica*, rendus inactifs par la chaleur ou l'acide.

Ajouté des œufs de *Tegenaria parietina* :

A une macération d'œufs de *Tegenaria atrica* dans l'eau distillée, chauffée 1 h. 1/2 à 61°-63°.

A une macération d'œufs de *Tegenaria atrica* dans l'eau distillée, chauffée 20 minutes à 60°-62°.

A une macération d'œufs de *Tegenaria atrica* dans l'eau physiologique, acidulée par HCl et dialysée.

Je n'obtins rien.

Les œufs de *Tegeneria parietina* ne sont donc point « complémentaires » vis-à-vis de ceux de *Tegenaria atrica* inactivés.

Je fis d'autres essais inspirés également par une analogie supposée avec l'arachnolysine. Ils consistèrent à tenter la réactivation par addition d'une macération très diluée des mêmes œufs de *Tegeneria atrica*.

L'addition d' 1/8 d'œuf, inactif par lui-même, ne réactive pas une macération à l'eau distillée contenant 5 œufs et inactivée par un chauffage d' 1/2 heure à 49°.

1/4 d'œuf neuf produit une hémolyse avancée en deux heures. J'ajoute à ce 1/4 d'œuf une macération d'œufs dans l'eau distillée, contenant 5 œufs et inactivée presque complètement (début d'hémolyse en 21 heures) par un chauffage de 8 minutes à 60°-61°.
Aucune accélération de l'hémolyse.

Fait également plusieurs essais sur des macérations inactivées par l'acide chlorhydrique. Les macérations étaient faites à l'eau physiologique ; j'ajoutais $0^{cc},2$ d'HCl décinormal par centimètre cube et je neutralisais par autant de CO^3Na^2.
L'addition d'1/2 cc. de telles liqueurs (correspondant à 5 œufs) n'augmenta jamais l'action de faibles doses d'œuf neuf (1/4 d'œuf, 1/8 ou 1/16) lorsque cette action directe était faible et ne la suscita jamais lorsqu'elle était nulle.
Le résultat fut le même avec des macérations acidulées par HCl et dialysées.

Le procédé par addition de toxine diluée, employé pour déceler les hémolysines complexes (voir IIe partie, chapitre II) a donc échoué pour celle de *Tegenaria atrica*.
J'ai fait enfin quelques essais variés, tous calqués sur ceux relatifs à l'arachnolysine et destinés à mettre en évidence une complexité présumée de l'hémolysine de *Tegeneria atrica*.

1° Mélange d'une macération diluée d'œufs de *Tegenaria atrica* avec des œufs de *Meta* (pour voir s'ils contiennent quelque chose d'analogue à la « sensibilisatrice d'Épeire »).
2° Mélange d'une macération diluée d'œufs de *Tegenaria atrica* avec de la « sensibilisatrice d'Épeire » à l'acide (pour voir s'ils contiennent quelque chose d'analogue au « complément de *Meta* »).
3° Mélange d'une macération d'œufs de *Tegenaria atrica* traitée par l'acide avec une macération diluée d'œufs d'Épeire (pour voir s'ils contiennent quelque chose d'analogue à la « sensibilisatrice d'Épeire »).

Toutes ces expériences donnèrent des résultats négatifs. Pas de réactivation de liquides inactifs, aucun renforcement de liquides faiblement actifs.

β. ÉTUDE DES ŒUFS NON HÉMOLYTIQUES DE « TEGENARIA PARIETINA FOURCROY ». — J'avais été frappé par la différence qui existe au point de vue hémolytique entre les deux espèces du même genre : *Tegenaria atrica* et *Tegenaria parietina*, que je rencontrais si fréquemment dans les mêmes lieux. Les œufs de la première sont hémolytiques, ceux de la seconde ne le sont pas ; ils ne sont pas non plus « complémentaires », ni vis-à-vis de l'arachnolysine inactivée, ni vis-à-vis des œufs de *Tegenaria atrica* inactivés. Je résolus d'examiner ces œufs de plus près et je me demandai si, à défaut de propriété « complémentaire, » ils ne possédaient pas, par exemple, une propriété « sensibilisatrice ». Pour m'en rendre compte, je mélangeai les œufs de *Tegenaria parietina* avec :

1° Des œufs de *Meta segmentata*.

2° Des œufs de *Tegenaria atrica* dilués.

Je n'obtins rien.

Je crus bon de vérifier également l'inactivité de ces œufs sur des sangs divers : Bœuf, Lapin, Homme, Rat (blanc), Poule, Canard. — Aucune hémolyse.

Pas un de mes essais ne m'a donc permis de déceler dans les œufs de *Tegenaria parietina* une propriété hémolytique quelconque, manifestée ou latente. Ils ne peuvent agir dans aucun cas, ni comme hémolysine directe, ni comme « sensibilisatrice », ni comme « complément ».

§ 3. — Œufs non directement hémolytiques, mais « complémentaires » vis-à-vis de la « sensibilisatrice d'Épeire ».

J'ai, dans un paragraphe spécial, étudié la propriété « complémentaire » des œufs de *Meta segmentata* vis-à-vis de l'arachnolysine d'Épeire inactivée.

J'ai retrouvé des propriétés analogues chez un certain nombre d'espèces dans la famille des Épeirides.

Meta segmentata Clerck. — Voir l'étude spéciale consacrée aux œufs de *Meta segmentata* (chapitre II).

La variété vernale *Meta Mengei* Blackw. a les mêmes propriétés. Je n'ai pas eu de pontes de *Meta Mengei*, mais j'ai pu le vérifier avec une femelle adulte pleine d'ovules mûrs.

Mangora acalypha Walck.. — Une femelle de *Mangora acalypha* pondit en captivité. Les œufs étaient plus petits que ceux de *Meta*. 50 pesaient 6 ^{mgr} 3/4.

10 œufs employés seuls se montrèrent inactifs sur des globules de Bœuf.

Avec des doses de « sensibilisatrice d'Épeire » (à l'acide) correspondant à 5 œufs :

10 œufs donnèrent une hémolyse complète en moins de 5 heures (très avancée en 45 minutes).

7 œufs donnèrent un léger louche en 24 heures.

Le pouvoir complémentaire des œufs de *Mangora* est donc extrêmement net, mais relativement bien plus faible que celui des œufs de *Meta segmentata*.

Tetragnatha montana. E. Sim.. — Vingt œufs pèsent 6^{mgr},5.

Dix œufs seuls sont inactifs sur des globules de Bœuf.

Dix œufs donnent avec de la « sensibilisatrice d'Épeire » (cinq œufs à l'acide) une hémolyse complète en 1 h. 10.

Le pouvoir complémentaire est faible, mais net.

Espèces du genre Linyphia. — Les *Linyphia*, autrefois placées dans la famille des Théridiides, sont aujourd'hui rattachées (1), à titre de sous-famille, à celle des Épeirides.

J'ai pu étudier trois espèces de Linyphia :

1° *Linyphia triangularis* Clerck. — Dans le même gisement que les cocons de *Meta segmentata*, c'est-à-dire sous les écorces d'arbres abattus, j'ai trouvé, en quantité presque équivalente, des cocons plats contenant des œufs jaune foncé, un peu plus petits que ceux de *Meta*. Les jeunes éclos de ces cocons furent identifiés par M. Eugène Simon comme *Linyphia triangularis* Clerck. Une araignée adulte de cette espèce pondit une fois en tube un cocon identique à ceux que je trouvais.

(1) Voir Eug. Simon (92).

Vingt œufs pèsent 3^{mgr}, 25 (20 de *Meta segmentata* : 4 mgr.). Les œufs de *Linyphia triangularis* se montrèrent au point de vue de leurs propriétés « complémentaires » tout à fait analogues à ceux de *Meta segmentata*.

Un essai quantitatif montra que les pouvoirs « complémentaires » des deux espèces sont tout à fait comparables (en tenant compte de la différence de taille des œufs).

J'ai essayé si les œufs de *Linyphia triangularis* agissaient comme « complément » de la « sensibilisatrice d'Épeire » vis-à-vis des mêmes sangs que ceux de *Meta*. J'ai trouvé le tableau suivant (sangs sensibles = +) :

CHEVAL.	PORC.	MOUTON.	CHIEN.	PIGEON.	POULE.	BOEUF.	LAPIN.	SOURIS (noire).
0	0	0	0	0	+	+	+	+

Les résultats sont les mêmes que pour *Meta segmentata*. Des témoins aux œufs de *Linyphia* purs ne donnèrent bien entendu rien.

Je retrouvai la propriété « complémentaire » dans la macération d'une *Linyphia triangularis* adulte mûre.

2° *Linyphia montana* Clerck. — Mêlés aux cocons de *Meta segmentata* et de *Linyphia triangularis*, je trouvai quelques rares cocons arrondis contenant des œufs légèrement plus gros que ceux de *Meta*.

De ces cocons sortirent des jeunes qui, lorsqu'ils commencèrent à se pigmenter, présentèrent sous l'abdomen une tache blanche très caractéristique. M. Eugène Simon les détermina comme *Linyphia montana* Clerck.

Vingt œufs pèsent 4^{mgr},75.

Je trouvai pour ces œufs une propriété « complémentaire » identique à celle des œufs de *Linyphia triangularis*. Je retrouvai la propriété chez les jeunes fraîchement éclos et constatai sa disparition chez des jeunes ayant atteint un stade plus avancé. Cela est conforme à ce que nous savons sur la localisation de

toutes les substances hémolytiques ou « complémentaires » que nous avons vues jusqu'ici.

3° *Linyphia hortensis* Sundev. — Une macération d'une femelle adulte de *Linyphia hortensis* se montra inactive directement et agit comme « complément » vis-à vis de la « sensibilisatrice d'Épeire ».

Les trois espèces de *Linyphia* étudiées, *triangularis*, *montana* et *hortensis* ont donc la même propriété « complémentaire », analogue à celle de *Meta segmentata*.

§ 4. — Essais pour rechercher s'il peut exister de la « sensibilisatrice » seule dans des œufs d'Araignées.

Ayant trouvé des œufs « complémentaires », l'idée me vint qu'il pourrait y avoir des œufs « sensibilisants ». Je recherchai donc, dans divers œufs, si je ne trouvais pas une propriété analogue à celle de la « sensibilisatrice d'Épeire ». — L'essai consistait à ajouter une solution de « complément de *Meta segmentata* » aux macérations des œufs à éprouver.

Famille.	Espèce.	Nombre des œufs essayés.	Nombre d'œu de Meta ajoutés.
Dictynides.....	*Amaurobius similis* Blackw.	8	5
Dysdérides.....	*Segestria florentina* Rossi.	10	10
Thomisides....	*Xysticus lanio* C. Koch.	7	5
»	*Philodromus margaritatus* Clerck.	10	5
Clubionides....	*Chiracanthium punctorium* Vill.	8	5
»	» *erraticum* Walck.	7	5
Agélénides.....	*Tegenaria parietina* Fourcroy.	5	10

Employé des globules de Bœuf. — Aucune hémolyse.

Il n'y a donc, dans les œufs essayés, rien de comparable à la « sensibilisatrice d'Épeire ».

§ 5. — Acquisition, par les œufs d'Araignées, de propriétés hémolytiques sous l'action du venin de Cobra.

A part son action directe sur quelques rares espèces globulaires (1), le venin de Cobra n'a pas par lui-même de pouvoir

(1) Le cas de ces globules exceptionnels rentre d'ailleurs dans le cas général.

hémolytique. L'attaque des hématies ne se produit que si l'on ajoute au venin du sérum ou du jaune d'œuf : on a d'ailleurs démontré que ces liquides interviennent seulement par la lécithine qu'ils contiennent.

On a longtemps assimilé l'hémolyse par le venin de Cobra à celle produite par les sérums hémolytiques, comparant le venin à la sensibilisatrice et les autres substances au complément. — P. KYES (03) a soutenu que la véritable hémolysine était une combinaison formée par le venin et la lécithine (Cobra-lécithine).

C. DELEZENNE et Mlle S. LEDÉBT (11-*a*) (11-*b*) et (12), dans des recherches auxquelles nous avons déjà fait allusion dans la première partie, démontrent que le venin n'intervient pas du tout dans la constitution définitive de la véritable hémolysine; il n'agit que comme catalyseur. — Le venin possède une action diastasique vis-à-vis des phosphatides et notamment de la lécithine; il la décompose en lui enlevant ses acides gras non saturés.

C'est le produit de cette réaction qui est la véritable hémolysine. C. DELEZENNE et E. FOURNEAU (14-*a*) et (14-*b*), l'ont obtenu cristallisé et l'ont dénommé « lysocithine ».

Nous avons vu que, dans certains cas, nos œufs d'Araignées étaient capables de jouer le rôle de ce que nous avons appelé des « compléments hémolytiques », par analogie avec la représentation ancienne des hémolysines. D'autre part, ils contiennent très certainement des phosphatides. — Il était donc intéressant d'étudier l'action que pouvait avoir sur eux le venin de Cobra et je fis une série d'essais à ce sujet.

Le venin de Cobra (*Naja tripudians*) dont je disposais était du venin sec ; j'en faisais des solutions dans l'eau physiologique. — J'ai utilisé des globules de Bœuf et de Cheval.

Quand les œufs d'Araignées sont directement hémolytiques, ils agissent sur les globules de Bœuf et non sur ceux de Cheval : dans ce cas, j'employais donc le sang de Cheval. Pour les œufs non hémolytiques, j'employais indifféremment l'un ou l'autre.

Les doses d'œufs employées furent les mêmes que pour les essais d'hémolyse directe par ces œufs (cinq à dix œufs). —

Le venin de Cobra fut ajouté, en solution au 1/1000, à des doses variant entre 0^{cc},05 et 0^{cc},2.

Des témoins faits avec des mélanges de Cobra et de lécithine (1/2 cc. de lécithine à 1/5000) donnèrent toujours une hémolyse complète en un temps de l'ordre de vingt minutes.

Voici un tableau résumant les résultats :

Famille.	Espèce.	Sangs réactifs (B = Bœuf, C = Cheval).	Résultat (Hémolyse = +).
Dyctinides......	*Amaurobius similis* Blackw.	B	+
Epeirides.......	*Epeira diademata* Clerck.	C	0
»	*Meta segmentata* Clerck.	C	0
»	*Linyphia triangularis* Clerck.	B	0
Thomisides......	*Xysticus lanio* C. Koch.	B	+
»	*Philodromus margaritatus* Clerck.	B	+
Clubionides.....	*Micrommata virescens* Clerck.	B	+
»	*Clubiona corticalis* Walck.	B	+
»	» *phragmitis* C. Koch.	B	+
»	*Chiracanthium erraticum* Walck.	B	+
»	» *punctorium* Vill.	B et C.	+
»	*Agroeca brunnea* Blackw.	B	+
Agélénides......	*Tegenaria parietina* Fourcroy.	B et C.	+
»	» *atrica* C. Koch.	C	+
»	» *agrestis* Walck.	B	+
Lycosides.......	*Pardosa lugubris* Walck.	B	+

Tous les œufs essayés sont capables de donner des hémolysines sous l'action du venin de Cobra sauf ceux des espèces : *Epeira diademata*, *Meta segmentata*, *Linyphia triangularis*.

Or, ces trois espèces (toutes trois Épeirides) ont une parenté chimique indiscutable. Les œufs de la première contiennent de l'arachnolysine et ceux des deux dernières contiennent des « compléments », substances très proches de l'arachnolysine. — Elles se trouvent encore réunies ici par la considération d'une nouvelle propriété.

Les œufs de *Tegenaria atrica* contiennent, nous l'avons vu, une hémolysine différente de l'arachnolysine. — Ils se différencient encore des œufs à arachnolysine par le fait qu'ils subissent, eux, l'action diastasique du venin de Cobra.

J'ai examiné si la chaleur et les acides n'altéraient pas la propriété qu'ont la plupart des œufs d'Araignées de donner des hémolysines sous l'influence du venin de Cobra.

J'ai utilisé les œufs de *Tegenaria atrica* et de *Tegenaria parietina* et j'ai effectué les essais suivants :

Une macération d'œufs de *Tegenaria parietina*, chauffée deux heures à l'étuve à 61°, donne encore des hémolysines avec le venin de Cobra. La propriété est affaiblie, mais non détruite.

30 minutes dans un bain-marie à l'ébullition affaiblissent sans détruire.

Même résultat pour une macération d'œufs de *Tegenaria atrica* mise un quart d'heure à la température d'ébullition.

Une macération d'œufs de *Tegenaria atrica* traitée par HCl ($0^{cc},1$ d'HCl décinormal par cc.) et neutralisée par CO^3Na^2 donne encore avec le venin un mélange hémolytique.

La propriété qu'ont les œufs de Tégénaire d'engendrer des hémolysines sous l'action du venin de Cobra est donc très résistante. Elle est beaucoup plus résistante que la propriété « complémentaire » des œufs de *Meta* ou de *Linyphia* vis-à-vis de la « sensibilisatrice d'Épeire ».

Il est donc certain qu'il s'agit là d'une action catalytique du venin de Cobra sur les phosphatides contenus dans le vitellus d'Araignée, tout comme dans le cas du vitellus de Poule ou des sérums.

Cas des œufs d'Épeire. — Il est très étonnant a priori, que les œufs d'*Epeira*, *Meta* et *Linyphia* ne donnent rien sous l'influence du venin de Cobra. — En effet, on ne voit pas très bien pourquoi les œufs des Épeirides énumérés, ne contiendraient pas des phosphatides comme ceux des autres espèces essayées.

J'avais pensé à une propriété anti-Cobra de ces œufs, qui empêcherait l'action diastasique. J'ai essayé de mettre ce pouvoir antagoniste en évidence. Pour cela, j'ai d'abord soumis des œufs d'*Epeira diademata* à tous les traitements capables de détruire un anticorps, pensant qu'ils pourraient ensuite subir l'action du venin de Cobra.

J'ai chauffé des macérations à 62°, à 100°. La propriété hémolytique directe était détruite, mais il n'apparaissait aucune propriété vis-à-vis du venin de Cobra.

J'ai essayé d'ajouter des œufs d'Épeire à des mélanges où se manifestait l'action catalytique du venin de Cobra (Cobra +

lécithine, Cobra + œufs de *Tegenaria parietina*) afin de voir s'ils l'empêchaient d'effectuer la réaction. Aucun empêchement.

Inversement, le Cobra n'empêche pas les œufs d'Épeire d'hémolyser le sang de Bœuf.

J'essayai enfin de neutraliser, par le sérum spécifique anti-Épeire, l'anti-Cobra que je supposais exister dans les œufs d'Épeire. Le sérum était celui du lapin B-1 (voir deuxième partie, chapitre III), immunisé au moyen d'œufs *Epeira diademata*; il était chauffé et les proportions employées étaient telles qu'il y avait assez de sérum pour neutraliser la propriété hémolytique des œufs d'Épeire et pas assez pour donner, sous l'action du venin de Cobra, des hémolysines qui auraient pu gêner par leur présence.

Je fais les tubes suivants (Cobra : 1/12 de cc. au 1/1000, sérum anti : 1/20 de cc., *Epeira diademata* et *Tegenaria atrica* : 1 œuf) :

Nº	Mélanges.	Globules.	Hémolyse.
1	Épeire + sérum anti + Cobra	Cheval	0
2	sérum anti + Cobra	»	0
3	Épeire + Cobra	»	0
4	Épeire + sérum anti	Bœuf	0
5	Cobra	Cheval et Bœuf	0
6	Épeire	Cheval.	0
7	Tégénaire + Cobra	»	Hémolyse.

Les tubes 2 et 4 ne donnent rien : cela prouve que le choix de la quantité de sérum était bon, assez pour neutraliser l'Épeire, pas assez pour donner des hémolysines avec le Cobra.

Comme il fallait s'y attendre : les tubes 3, 5 et 6 ne donnent rien et le tube 7 s'hémolyse (hémolyse avancée en 1 h. 10).

Le tube 1 ne donne rien.

Ce résultat négatif du tube 1 indique que notre hypothèse d'une action anti-Cobra des œufs d'Épeire est fort peu probable.

On ne peut donc point trouver là l'explication de la résistance que présentent à l'action du venin de Cobra les œufs à arachnolysine et à « complément ».

Peut-être leur composition chimique est-elle vraiment très différente de celle des œufs de la plupart des espèces d'Aranéides,

surtout à l'égard des phosphatides? Ou bien, peut-être, pour la formation de l'arachnolysine ou du « complément », tous les phosphatides de ces œufs ont-ils déjà été soumis à une transformation et n'en reste-t-il plus sous une forme qui puisse subir l'action diastasique du venin de Cobra ?

Nous ne pouvons répondre à ces questions et devons nous contenter de noter ces particularités.

Résumé et conclusions. — 1° La plupart des œufs d'Araignées essayés donnent avec le venin de Cobra des mélanges hémolytiques.

2° Ce fait est certainement dû à une action catalytique du venin de Cobra sur les phosphatides du vitellus d'Araignée, analogue à l'action du venin de Cobra sur le vitellus de Poule et les sérums.

3° Parmi les œufs éprouvés, les seuls qui ne donnent point d'hémolysines sous l'influence du venin de Cobra sont ceux d'*Epeira diademata* Clerck, de *Meta segmentata* Clerck et de *Linyphia triangularis* Clerck, Araignées appartenant à la famille des Épeirides et dans les œufs desquelles nous trouvons de l'arachnolysine ou des « compléments » parents de l'arachnolysine.

4° La résistance des œufs d'Épeire à l'action diastasique du venin de Cobra n'est pas due à une propriété anti-Cobra de ces œufs.

5° Les œufs de *Tegenaria atrica*, qui contiennent une hémolysine différente de l'arachnolysine, sont sensibles à l'action du venin de Cobra.

Nous retiendrons surtout comme importants, pour ce qui nous occupe, les points relatifs au groupement des diverses Araignées étudiées dans ce paragraphe.

Nous avons vu dans les chapitres précédents que les œufs à arachnolysine et ceux à « complément » (Épeirides et Théridiides) forment un petit groupe homogène qui se met nettement à part des autres œufs essayés. D'autre part, les œufs de *Tegenaria atrica*, bien que contenant aussi une hémolysine, sont à séparer tout à fait des œufs à arachnolysine.

Les essais faits au moyen du venin de Cobra confirment la légitimité de ce groupement et de cette séparation, qui nous avaient été suggérés par de tout autres considérations.

§ 6. — Conclusions relatives aux propriétés hémolytiques des œufs chez divers Aranéides.

Les essais de ce chapitre ont porté sur un nombre d'espèces relativement trop restreint pour que nous puissions donner des conclusions générales sur les propriétés hémolytiques des Aranéides. Il faudrait pour cela un travail de plus longue haleine dont ce chapitre n'est qu'une ébauche. Nous pouvons cependant tirer de ces recherches des conclusions, déjà intéressantes par elles-mêmes, et qui pourraient servir de base pour poursuivre des investigations.

Résumons les résultats obtenus :

1° Parmi les divers groupes d'Araignées, nous ne trouvons de propriétés hémolytiques que dans trois familles : Épeirides, Théridiides, Agélénides.

2° Chez les Épeirides, nous trouvons d'abord un certain nombre d'espèces dont les œufs sont directement hémolytiques. Ce sont :

Les six espèces étudiées du genre *Epeira* (*E. diademata* Clerck, *E. cornuta* Clerck, *E. quadrata* Clerck, *E. umbratica* Clerck, *E. Redii* Scop., et *E. labyrinthea* Hentz),

Zilla X-notata Clerck,

Singa hamata Clerck.

Nous trouvons ensuite d'autres espèces dont les œufs, non hémolytiques par eux-mêmes (ou faiblement pour quelques sangs exceptionnels), sont capables de réactiver fortement la « sensibilisatrice d'Épeire », arachnolysine inactivée par la chaleur ou les acides. Ces œufs, que nous avons appelés « complémentaires » appartiennent aux espèces suivantes :

Meta segmentata Clerck (avec sa variété vernale *M. Mengei* Blackw.),

Mangora acalypha Walck.,

Tetragnatha montana E. Sim.,

Les trois espèces étudiées du genre *Linyphia* autrefois placé parmi les Théridiides, aujourd'hui rattaché (sous-famille des Linyphiines) aux Épeirides. Ce sont : *L. triangularis* Clerck, *L. montana* Clerck, *L. hortensis* Sundev.

L'hémolysine des œufs d'Épeirides directement actifs semble bien identique à l'arachnolysine d'*Epeira diademata* dénommée par H. Sachs. En effet tous ces œufs sont capables de donner une « sensibilisatrice » réactivable par des œufs de *Meta* ou par des solutions diluées de l'un quelconque d'entre eux. Cette faculté d'échange nous assure, autant que nous pouvons en être assurés, de l'identité des toxines.

3° Chez les Théridiides, nous trouvons une espèce, *Theridion lineatum* Clerck dont les œufs contiennent une hémolysine tout à fait semblable à l'arachnolysine des Épeirides. On peut, avec ces œufs, préparer une « sensibilisatrice » réactivable par les œufs de *Meta*; en macération diluée, ils réactivent la « sensibilisatrice d'Épeire ».

Il n'est pas étonnant de trouver une hémolysine chez les Théridiides. C'est à cette famille, en effet, qu'appartient la Karakurte (*Latrodectus Erebus* Aud.) étudiée par Kobert.

A côté de l'espèce *Th. lineatum*, hémolytique, nous trouvons une autre espèce, *Theridion denticulatum* Walck., dont les œufs ne sont ni hémolytiques, ni « complémentaires ». Nous reviendrons plus loin sur ce point remarquable.

4° Chez les Agélénides, nous trouvons une espèce contenant une toxine hémolytique : *Tegenaria atrica* C. Koch.

Son hémolysine est certainement différente de l'arachnolysine. Il y a entre les deux substances une petite différence au sujet de l'action sur les divers sangs. La toxine de Tégénaire est plus fragile. Enfin et surtout, une fois qu'elle a été inactivée par la chaleur ou un acide, il nous est tout à fait impossible de la réactiver; la réactivation par addition de même toxine diluée échoue notamment. L'hémolysine de *Tegenaria atrica* doit donc, jusqu'à nouvel ordre, être rangée parmi les hémolysines simples, catégorie dont nous avions fait sortir l'arachnolysine des Épeirides.

A côté de *Tegenaria atrica*, espèce hémolytique, nous trouvons deux autres espèces du même genre, *Tegenaria parietina* Fourcroy et *Tegenaria agrestis* Walck., dont les œufs ne contiennent aucune hémolysine. Les œufs de *T. parietina*, soigneusement étudiés, ne possèdent aucune propriété « complémentaire », ni vis-à-vis de l'arachnolysine, ni vis-à-vis de l'hémolysine de *T. atrica*.

5° La plupart des œufs d'Araignées donnent des hémolysines sous l'action du venin de Cobra. Parmi les œufs essayés, nous n'avons trouvé que trois espèces ne donnant point d'hémolysines dans ces conditions : *Epeira diademata* Clerck, *Meta segmentata* Clerck et *Linyphia triangularis* Clerck. Ces trois espèces appartiennent à la famille des Épeirides ; l'une contient de l'arachnolysine, les autres du « complément ». Cette particularité sépare encore les œufs à arachnolysine ou à « complément » du reste des œufs d'Araignées.

Les conclusions que nous pouvons dégager sont les suivantes :

Nous savions, par l'étude des œufs de *Meta segmentata* (2e partie, chapitre II, § 2 et 3) qu'il existe, à côté de l'arachnolysine, une substance que nous avons appelée « complément », inactive ou parfois faiblement active par elle-même, mais capable de réactiver l'arachnolysine inactivée. Par toutes ses propriétés, ce « complément » se rapprochait de l'arachnolysine. — Il s'en rapproche aussi incontestablement par les espèces chez lesquelles on le retrouve : elles appartiennent toutes, en effet, à la famille des Épeirides.

Au point de vue des propriétés hémolytiques, les Épeirides (y compris les *Linyphia*) forment avec les Théridiides un petit groupe homogène qui se sépare de tout le reste des Araignées.

Il existe chez les Araignées une hémolysine tout à fait différente de l'arachnolysine déjà connue. Elle se trouve chez *Tegenaria atrica* C. Koch. Elle est à classer jusqu'ici parmi les hémolysines à mécanisme simple.

Il peut y avoir, au point de vue des toxines, de très grandes différences entre des espèces du même genre. — Les œufs de *Theridion lineatum* contiennent de l'arachnolysine, ceux de *Th. denticulatum* n'en renferment pas. Les œufs de *Tegenaria atrica* contiennent une hémolysine particulière, ceux de *Tegenaria parietina* en sont dépourvus.

Ces différences très curieuses ne sont pas cependant des faits isolés. Elles trouvent leur équivalent dans une particula-

rité signalée par Mme PHISALIX (13). La sécrétion cutanée muqueuse de *Rana esculenta* Lacép. est extrêmement toxique, tandis que la même sécrétion de *Rana temporaria* Lacép. ne présente qu'une action purement locale et aucune action toxique générale. « Ce caractère physiologique, dit Mme PHISALIX, suffirait à lui seul à distinguer les deux espèces. »

Le caractère physiologique « présence ou absence d'hémolysine » peut de même suffire à distinguer par exemple *Tegenaria atrica* de *Tegenaria parietina*.

Les différences en apparence paradoxales que nous venons de faire ressortir ne doivent cependant point nous étonner outre mesure, étant donné le caractère souvent déconcertant des phénomènes touchant l'hémolyse.

Tous ces faits nous laissent seulement à penser que la propriété hémolytique doit souvent tenir à fort peu de chose.

Nous n'avons aucune raison de supposer que chez des espèces voisines, ayant une biologie très analogue, il puisse exister des différences chimiques fondamentales. Les œufs des deux espèces de Tégénaire indiquées doivent bien contenir sensiblement les mêmes substances. — Il vaut mieux supposer qu'une très faible modification chimique peut rendre toxique ou hémolytique une substance inactive ou un ensemble de substances inactif. Les œufs de nos deux Tégénaires doivent contenir deux substances ou plutôt deux groupements de substances, excrétions ou réserves, très analogues, mais présentant entre eux une petite différence de composition qui suffit à attribuer à l'un d'entre eux seulement la propriété si particulière de l'hémolyse. — Nous trouvons une certaine confirmation de notre supposition dans ce fait que, pour le groupe Épeirides-Théridiides, il existe, entre les œufs hémolytiques à arachnolysine et les œufs tout à fait inactifs, un chaînon intermédiaire : il est constitué par les œufs à « complément », substance qui est presque de l'arachnolysine mais dont les propriétés hémolytiques sont nulles ou insignifiantes. — L'hypothèse que nous venons de formuler cadre assez bien avec le caractère capricieux qu'il faut reconnaître à presque toutes les catégories de phénomènes hémolytiques.

TROISIÈME PARTIE

PROPRIÉTÉS TOXIQUES DES ŒUFS D'ARAIGNÉES

La toxicité des Araignées est une question qui a toujours tenté la curiosité des observateurs. La littérature touchant ce sujet est extrêmement vaste, mais le plus souvent assez vague. On peut diviser les recherches des auteurs en deux catégories :

1° Observations et expériences se rapportant au venin proprement dit des Araignées, au venin des chélicères ;

2° Etude des toxines extraites des Araignées, autres que le venin des chélicères.

J'ai fait moi-même un certain nombre d'essais sur le venin des chélicères. Je les exposerai dans la quatrième partie et parlerai à ce propos de la littérature qui s'y rapporte.

Je traiterai, dans la présente partie, des essais de toxicité générale que j'ai faits sur les autres toxines et en particulier sur l'arachnolysine. Les macérations d'Épeires n'ont pas seulement, en effet, des propriétés hémolytiques ; injectées à des animaux, elles produisent des phénomènes très violents d'intoxication.

Profitant des connaissances que les essais hémolytiques m'avaient fournies sur l'arachnolysine, j'ai étudié les propriétés toxiques de cette substance ; j'ai utilisé, comme pour l'hémolyse, des macérations d'œufs d'Épeirides. — J'ai ensuite, toujours guidé par les résultats acquis précédemment, examiné les propriétés toxiques des divers œufs qui m'avait paru particulièrement intéressants au point de vue de l'hémolyse.

CHAPITRE PREMIER

ÉTAT DE LA QUESTION ET PRÉLIMINAIRES.

§ 1. — Travaux antérieurs.

Le premier travail et le plus important qui ait été fait sur les toxines d'Araignées autres que le venin des chélicères est dû à

Kobert (01). Je commencerai donc par donner une brève analyse de son mémoire.

C'est en voulant étudier expérimentalement le venin des chélicères que Kobert a effectué ses recherches. Pensant avec raison que les expériences par morsure manquent de précision et qu'elles sont trop peu comparables entre elles, Kobert essaya des inoculations. Il pulvérisa des céphalothorax, contenant les glandes venimeuses, les fit macérer avec de l'eau distillée ou de l'eau physiologique et injecta le liquide obtenu dans les veines ou sous la peau des sujets.

Ce fut là le point de départ de ses essais. Il fut amené par la suite à faire des macérations semblables avec d'autres parties de l'araignée. — Le matériel dont disposait Kobert consistait en araignées fraîches, en araignées mortes desséchées et en cocons. Avant l'emploi, il desséchait la pièce à l'air. — Une limite supérieure de la quantité de substance toxique mise en œuvre était donnée par le poids de matière organique contenue dans le liquide.

Une première série d'essais de Kobert fut faite avec la Karakurte russe (*Latrodectus Erebus* Aud.). Les extraits de céphalothorax se montrèrent extrêmement toxiques en injections intraveineuses à des Mammifères (surtout des chats).

Mais, lorsque, voulant contrôler s'il s'agissait bien du venin des chélicères, Kobert fit des extraits d'abdomens seuls, il y retrouva la même toxicité. — Même propriété toxique, quoique plus faible, dans les pattes. — Même propriété, et cette fois très forte, dans les araignées fraîchement écloses et dans les œufs. — Kobert conclut de tout cela qu'il faut abandonner l'opinion d'après laquelle le venin est formé seulement dans les glandes venimeuses.

En injections intraveineuses, le poison détermine de la parésie, de la prostration, de la stupeur ; puis de la dyspnée et des convulsions asphyxiques. A l'autopsie, on trouve de l'œdème pulmonaire, de la congestion de l'estomac et de l'intestin. — En injections sous-cutanées, l'effet est le même ; il faut seulement des doses plus fortes. A la place de l'injection, œdème, épanchement sanguin et coagulation du sang.

La toxine de Karakurte tue un cœur isolé de Grenouille maintenu en activité par une circulation de sérum artificiel. — Par voie buccale, elle ne produit rien. — Elle hémolyse le sang de Chien (voir début de la 2e partie) et augmente la coagubilité du sang de Cheval. Les propriétés chimiques du poison (voir encore début de la 2e partie) font penser à Kobert qu'il ne s'agit ni d'un alcaloïde ni d'un glucoside, mais d'une albumine ou d'une enzyme toxique, à rapprocher d'autres venins, tels que celui de Scorpion ; il y aurait également lieu de rapprocher la toxine des toxines végétales telles que l'abrine et la ricine.

En résumé, les expériences sur la Karakurte sont, d'après Kobert, en accord avec les observations cliniques sur les morsures de cet animal. La Karakurte contiendrait un poison qui paralyse le cœur et le système nerveux central, avec ou sans excitation préalable des centres moteurs. Quand le poison se trouve en grande quantité en présence de sang, il pourrait y avoir hémolyse et thrombose dans les vaisseaux. A petites doses, pas de réactions locales. L'immunisation serait possible.

Une deuxième série d'essais de Kobert porta sur *Epeira diademata* Clerck.

Il employa des araignées adultes entières, de jeunes araignées nouveau-nées ou des œufs et trouva partout le même poison.

L'extrait d'Épeire en injections intraveineuses produit la mort à peu près avec les mêmes phénomènes que le poison de Karakurte. Au cours de l'intoxication, la pression artérielle baisse, sans se relever au moment des crises convulsives. L'immunisation est possible.

En injections sous-cutanées, les doses nécessaires sont plus fortes mais l'effet toxique est analogue. Comme réaction locale : œdème gélatineux.

Le poison d'Épeire favorise la coagulation du sang de Cheval mais empêche l'exsudation du sérum hors du caillot. Il produit de l'hémolyse (voir début de la 2e partie). — Il est moins sensible que la toxine de Karakurte aux diverses actions physiques et chimiques.

D'après Kobert, ces essais confirment ses craintes sur le danger qu'il y aurait à laisser les enfants toucher aux Épeires,

contrairement à l'opinion courante d'après laquelle cet animal serait inoffensif.

Une troisième série d'expériences fut relative à diverses Araignées communes en Allemagne. KOBERT en fit des extraits et les injecta à des animaux (un chien et des chats). L'auteur dit lui-même qu'il ne détermina pas l'espèce des araignées, qu'il se contenta du genre. Voici le tableau des lots d'araignées employés :

1° — 20 Tégénaires.

2° — 6 Tégénaires, la plupart femelles de *T. civilis* Walck. (1) de belle taille.

3° — 2 *Eucharia* (= *Steatoda*) *bipunctata* L.

4° — 12 Araignées dont plusieurs exemplaires de *Drassus sericeus* Sundev. (2) *et* d'*Agelena*. Pas d'Épeires.

5° — 4 Argyronètes en ayant dévoré 2 autres. Pèsent ensemble 616 milligrammes.

Aucun ne produisit d'intoxication.

Dans le chapitre de son mémoire relatif à la Tarentule russe *Lycosa* (= *Trochosa*) *singoriensis* Laxmann, KOBERT signale aussi l'innocuité d'extraits faits avec cette Araignée. Il injecta à des chats, sous la peau ou dans les veines, jusqu'à des extraits de 6 araignées dont chacune était plus grosse qu'un Latrodectus moyen, sans aucun résultat.

KOBERT oppose la Karakurte et l'Épeire diadème à toutes ces Araignées inoffensives.

Ayant constaté que, dans certains cas, des corps d'Araignées privés de glandes venimeuses étaient encore toxiques pour les animaux à sang chaud, KOBERT (03) pensa un moment à une toxicité de l'hémocyanine. Il essaya des intoxications par l'hémocyanine du sang des Céphalopodes et n'obtint aucun résultat.

Au sujet des substances toxiques contenues dans le corps des Araignées et autres que le venin des chélicères, un certain nombre de problèmes se posent :

(1) = *T. domestica* Clerck.
(2) = *Scotophaeus quadripunctatus* L.

1° Où se localisent ces substances ?

2° Ont-elles un rapport quelconque avec le venin des chélicères ?

3° Sont-elles identiques aux hémolysines que nous avons étudiées ou faut-il distinguer des hémolysines et des poisons généraux ?

Voyons quelles ont été les idées de Kobert et des autres auteurs sur ces divers points :

En ce qui concerne la localisation, Kobert se base, nous l'avons vu, sur ses essais avec la Karakurte pour dire qu'il faut abandonner l'opinion d'après laquelle le poison est formé seulement dans les glandes venimeuses. La substance toxique albuminoïde est sécrétée par la femelle dans les organes génitaux et incorporée aux œufs. Elle se trouve dans le corps des jeunes araignées après leur éclosion et reste aussi contenue dans celui des araignées adultes, femelles et mâles. — Pour l'Épeire, nous ne trouvons rien de formel mais, puisque l'auteur emploie aussi bien les jeunes araignées et les œufs que les Épeires adultes, il n'est point douteux qu'il étende à l'Épeire les conclusions trouvées pour la Karakurte.

En ce qui concerne les rapports à établir entre les toxines du corps des Araignées et le venin des chélicères, Kobert est assez peu net dans son mémoire.

Il dit bien qu'il ne faut pas croire que le poison est formé seulement dans les glandes venimeuses, mais d'autre part :

1° Il considère ses essais sur la toxicité des extraits de Karakurte comme une confirmation des observations faites sur la nocivité des morsures de cette Araignée.

2° Il considère ses essais analogues sur l'Épeire comme un motif suffisant pour dire qu'il faut se méfier des morsures de cet animal.

Il est donc certain que, sans se prononcer nettement, l'auteur n'établit pas de distinction bien tranchée entre les deux catégories de toxines.

Dans un ouvrage antérieur de Kobert (*Lehrbuch der Intoxikationen*, 1re édition, 1893), nous trouvons des idées plus nettement exprimées. Il distingue, à côté de la sécrétion propre des glandes à venin, une toxalbumine qui existe dans tout le corps

(même dans les pattes et les œufs) et qui n'est pas nécessairement en rapport avec la glande venimeuse ; cette substance se mélange, chez certaines espèces, avec le venin des glandes. Plus il y aurait de toxalbumine dans la blessure, plus grands seraient les effets généraux ; plus il y aurait au contraire de venin des chélicères, plus grandes seraient les manifestations locales. Les Latrodectus (Malmignate, Karakurte) qui produisent des effets généraux redoutables, seraient dans le premier cas : leur venin ne serait dangereux que par le mélange avec la toxalbumine issue du corps. L'Épeire, qui ne produit par sa morsure que des effets locaux, contient bien aussi dans son corps une toxalbumine, mais celle-ci ne passerait pas dans la sécrétion glandulaire.

Dans l'édition récente du même ouvrage (06), Kobert n'est plus aussi affirmatif : « Le contenu, dit-il, des glandes venimeuses de toutes les Araignées est toxique pour les petits animaux. Mais certaines Araignées possèdent, en outre, dans leur sang, une substance appartenant au groupe des toxalbumines, très toxique pour les Mammifères et les Oiseaux ; cette substance passe également dans les œufs. — Il faut distinguer le poison des glandes et le poison du corps, car nous ne savons pas s'ils sont identiques ».

Sachs se rallie à la représentation des faits donnée par Kobert dans la première édition du *Lehrbuch der Intoxikationen* (93). Il ne donne aucun résultat d'expériences ayant porté sur la toxicité des extraits d'Épeire ; il signale seulement qu'il a pu obtenir, par immunisation chez le Lapin, un sérum fortement antitoxique. Sachs identifie son hémolysine ou « arachnolysine » avec la « toxalbumine » de Kobert.

Beloxowski fait des essais plus nombreux sur la toxicité de l'arachnolysine.

Il prépare un extrait d'Épeire entière et constate sa forte action sur la Souris, en injection intrapéritonéale. $0^{cc},25$ d'une solution d'arachnolysine à 10 p. 100 (?) tue, par injection intrapéritonéale, une souris en 24 heures. Les effets commencent 5 à 10 minutes après l'injection : état morbide grave, pas de convulsions ; à l'autopsie, exsudat dans la cavité abdominale.

J'ai déjà résumé (début de la 2e partie) les conclusions de

BELONOWSKI. Je n'y reviendrai pas et je rappellerai seulement que certains de ses essais (saturation par des émulsions d'organes, gel et dégel, immunisation) l'amenèrent à conclure qu'il y a dans l'arachnolysine deux éléments, l'un hémolytique et l'autre toxique.

§ 2. — Plan des recherches. — Mode opératoire.

Comme nous avons pu nous en rendre compte par l'exposé qui précède, bien des points restaient encore à élucider sur les propriétés toxiques des substances extraites du corps des Araignées, autres que le venin des chelicères.

Ayant acquis, par mes essais sur l'hémolyse, un certain nombre de connaissances relativement précises concernant ces substances, je résolus de les appliquer à des recherches effectuées parallèlement sur la toxicité.

Je me suis attaché à éclaircir surtout les points suivants :

1° Peut-on établir un rapport entre le venin des chelicères et les substances toxiques contenues dans le corps de certaines Araignées?

2° Y a-t-il lieu de séparer, chez les Araignées, les propriétés hémolytiques des propriétés toxiques ?

Pour le premier point, il sera nécessaire de rapprocher les résultats trouvés dans cette 3e partie de ceux fournis par la 4e.

Pour le second, la comparaison se fera tout naturellement puisque, dans cette 3e partie, la plupart de mes essais ont consisté à tenter de vérifier, au point de vue de la toxicité, les résultats donnés par l'hémolyse.

Mes essais concernant la toxicité ont été moins nombreux et moins suivis que ceux relatifs à l'hémolyse. Les résultats sont cependant souvent assez nets pour permettre de conclure.

Le plan de cette partie s'indique tout naturellement par le groupement des données acquises jusqu'ici.

1° Localisation de la propriété toxique des Épeirides, autre que celle du venin des chelicères.

2° Propriétés toxiques de l'hémolysine des Épeirides (arachnolysine).

3° Étude de la toxicité des œufs possédant un pouvoir hémolytique « complémentaire ».

4° Essais sur la toxicité des œufs de *Tegenaria*.

Ayant pu constater qu'à part le venin proprement dit, il n'y a point, dans le corps des Épeirides, de substances toxiques autre part que dans les organes génitaux femelles, je me contentai, comme pour l'hémolyse, de l'emploi exclusif des œufs. J'évitais ainsi l'inoculation de trop de corps étrangers à la toxine ; de plus, les substances composant l'œuf étant bien solubles, je pouvais employer de petites quantités de liquide, fait important pour les sujets de petite taille. Enfin, les expériences étaient ainsi tout à fait comparables entre elles.

J'ai employé comme sujets surtout des lapins, des cobayes et des souris ; exceptionnellement des grenouilles et des écrevisses (pour ces dernières, voir les résultats dans la 4e partie, relative au venin des chelicères). Les injections aux Mammifères étaient intraveineuses, intrapéritonéales ou sous-cutanées.

Si grandes qu'aient pu être les précautions prises pour la récolte des cocons et le prélèvement des œufs, je ne pouvais cependant les considérer comme absolument stériles. Avant l'emploi, je lavais donc les œufs un grand nombre de fois à l'eau stérile. La macération était faite à l'eau physiologique et filtrée sur papier.

Il va sans dire que les opérations étaient faites aseptiquement et que les quantités de liquide injecté étaient assez petites pour ne causer aucun trouble par le fait seul de l'injection. Je n'eus que de très rares accidents d'inoculation et jamais aucun accident infectieux.

CHAPITRE II

LOCALISATION DE LA PROPRIÉTÉ TOXIQUE DES ÉPEIRIDES.

Les essais que je fis au sujet de cette localisation furent calqués sur ceux relatifs à la propriété hémolytique. J'essayai la toxicité d'araignées venant de pondre. J'essayai, d'autre part,

celle de jeunes araignées de plus en plus âgées et j'eus enfin l'occasion d'éprouver la toxicité d'un mâle.

Je fis, chaque fois que je le pus, un contrôle hémolytique avec une partie de la macération.

§ 1. — Essais avec des araignées venant de pondre.

Toutes mes expériences sont rapportées dans le tableau qui suit. J'employai des individus d'*Epeira diademata*, d'*Epeira cornuta* et de *Zilla X-notata*, espèce que je ne sépare jamais des Épeires dans les questions qui nous occupent (voir page 146).

Sur 12, nous ne trouvons que 3 cas d'intoxication. Dans un de ces cas (essai n° 11, Épeire de 520 mgr.), la dissection me montra qu'il restait dans l'abdomen une trentaine d'ovules mûrs non pondus. Le liquide de la macération fut d'ailleurs hémolytique. Par dilution, je constatai que 1/64 de cc. hémolysait comme 1/8 d'œuf d'Épeire ; 1 cc. valait donc 8 œufs. Comme il y avait en tout 5 cc. de macération, il devait donc rester dans le corps de l'Épeire 40 œufs. Cela est bien de l'ordre de grandeur de la trentaine vue à la dissection. Le lapin aurait ainsi reçu 24 œufs, environ 5 fois la dose mortelle minima.

Dans un autre cas, mortel pour une souris (essai n° 12, Épeire de 102 mgr.), je trouvai également des ovules très développés.

Dans le dernier cas (essai n° 10, Épeire de 448 mgr.), la dissection ne fut point faite ; d'autre part, l'épreuve hémolytique du liquide fut négative. Il y a lieu cependant de noter que cette épreuve fut relativement imparfaite. J'avais en effet injecté la totalité de l'extrait. Après avoir vu mourir le lapin, je voulus contrôler le pouvoir hémolytique et j'arrosai d'eau salée, dans le mortier, le résidu de l'araignée broyée. Il se peut fort bien que, dans ces conditions, j'aie recueilli trop peu de toxine pour l'hémolyse, alors qu'il eût pu y en avoir assez dans la totalité de l'extrait pour tuer le lapin (la dose mortelle minima n'est en effet que de 5 œufs).

Nous avons vu, au sujet de la localisation de l'hémolysine, qu'il n'est point du tout surprenant de trouver exceptionnellement des ovules mûrs dans une Épeire ayant pondu. Je ne reviendrai point sur ce sujet. L'araignée de l'essai n° 10, pour lequel le contrôle manque, devait probablement se ranger, comme les deux autres, parmi ces exceptions.

En résumé, dans les 9 cas où l'araignée avait pondu et ou

ESSAIS SUR LA TOXICITÉ D'ÉPEIRIDES VENANT DE PONDRE.

N°.	ESPÈCE.	LONGUEUR de l'araignée (en mm.).	POIDS de l'araignée (en mgr.).	POIDS du cocon (en mgr.).	ÉTAT des organes génitaux.	SUJET.	FRACTION injectée de la macération	RÉSULTAT.	CONTRÔLE hémolytique.
1	Zilla X-notata.	7,5	34	44	Encore des ovules, déjà assez développés.	Lapin.	5/6	Rien.	Pas d'hémolyse.
2	Epeira cornuta.	9	95	102	?	Lapin.	8/9	Rien.	Pas d'hémolyse.
3	Id.	11,5	170	180	?	Lapin.	6/7	Rien.	Pas d'hémolyse.
4	Epeira diademata.	11,5	135	95	Très rudimentaires.	Lapin.	16/17	Rien.	Pas d'hémolyse.
5	Id.	11,5	143	288	Très rudimentaires.	Lapin.	1	Légère fatigue.	?
6	Id.	13	210	?	Très rudimentaires.	Lapin.	11/12	Rien.	Pas d'hémolyse.
7	Id. (lot de 2)	10 11,5	Par analogie évalué à : 100-110 130-140	136 196	Très rudimentaires. Très rudimentaires.	Lapin.	1	Légère fatigue.	?
8	Id.	10	105	?	Très rudimentaires.	Souris Isabelle.	1	Rien.	?
9	Id.	10,5	109	?	Ovules très petits, mais non rudimentaires.	Souris Isabelle.	1	Rien.	?
10	Id.	15	448	833	?	Lapin.	1	Mort en 5 minutes.	Pas d'hémolyse (contrôle imparfait, voir texte).
11	Id.	15	520	655	Ovules mûrs non pondus.	Lapin.	6/10	Mort en 4 minutes.	Hémolyse.
12	Id.	9	102	?	Gros ovules non pondus.	Souris Isabelle.	1	Morte en 3 h. 25.	?

elle ne conservait dans l'abdomen aucun ovule mûr, il n'y avait pas trace de propriété toxique. A peine, à la suite de l'injection, l'animal ressentait-il parfois une fatigue passagère.

Sur les 3 cas où il y eut mort de l'animal inoculé, je pus constater deux fois l'existence, dans le corps de l'araignée, d'ovules mûrs ou très avancés. Un seul cas reste douteux, faute de vérification, mais nous avons tout lieu de croire qu'il se classe avec les deux derniers.

Ces essais viennent nettement à l'appui de l'hypothèse d'après laquelle la toxicité serait, tout comme le pouvoir hémolytique, une propriété des organes génitaux de la femelle.

§ 2. — Essais avec de jeunes araignées.

Ils furent tous faits avec des lots de jeunes *Epeira diademata*, par injection intraveineuse à des lapins.

Un cocon éclot en tube le 21 juillet. Les araignées ont comme dimensions : longueur totale = : $1^{mm},6$; longueur de l'abdomen : $0^{mm},8$ à 1 mm. ; largeur de l'abdomen : $0^{mm},8$ à $0^{mm},9$.

Lot n° 1. Le 22 juillet, je broie 10 individus pesant ensemble 6 mgr. et je les injecte à un lapin. Mort en 43 minutes avec le processus ordinaire de l'intoxication par l'arachnolysine. Contrôle hémolytique inutile, les Épeires fraîchement écloses hémolysant à l'égal des œufs.

Lot n° 2. Le 2 août, les jeunes araignées, élevées en tube, ont mué. L'abdomen est jaune avec début de folium noir à la partie postérieure. Dimensions : longueur totale = : $1^{mm},6$ environ ; longueur de l'abdomen : $0^{mm},8$ à 1 mm. ; largeur de l'abdomen : 3/4 de mm. à $0^{mm},9$. Essai sur un lapin avec un lot de 10 pesant ensemble 7^{mgr}, 1/4. Mort en 28 minutes avec le processus ordinaire. Une araignée du même lot se montre fortement hémolytique.

Lot n° 3. Cocon éclos fin juin. Le 20 juillet, les jeunes élevées en tube ont l'abdomen jaune à folium noir, comme celles du lot n° 2. Elles sont cependant plus avancées, car en avant du folium on distingue de vagues dessins bruns ; elles ont d'ailleurs au moins 20 jours. Dimensions : longueur totale = : $1^{mm},6$; longueur de l'abdomen : $0^{mm},8$ à $0^{mm},9$; largeur de l'abdomen : 3/4 de mm. à $0^{mm},9$. 25 pèsent 20 mgr.

Broyé et injecté 100 araignées. Rien.

Un lot de 22 araignées n'est pas hémolytique (sur 1 cc. de globules de Bœuf à 5 p. 100).

Lot n° 4. Ponte trouvée le 20 mai et mise en tube. Les araignées sont jaunes à folium noir.

Le 6 juin, les araignées ont l'abdomen bien plus flasque. Elles ont certainement diminué de dimensions (longueur totale : $1^{mm},2$ à 1^{mm} 1/3). Elles ont un poids très faible (75 pèsent 28 mgr.). Elles sont donc. à ce moment, certainement bien plus âgées que celles du lot n° 3. (Rappelons que les jeunes Épeires, jusqu'à ce qu'elles se nourrissent, diminuent de taille et de poids puisqu'elles consomment la réserve en vitellus de leur abdomen.)

L'injection de 64 araignées environ à un lapin ne produit qu'une trace de fatigue.

Un lot de 21 ne produit aucune hémolyse (globules de Bœuf).

Lot n° 5. Araignées bien plus âgées que les précédentes, prises en liberté, se nourrissant déjà.

Elles ont toutes le folium très net avec la croix caractéristique. Quelques-unes n'ont même plus le pigment jaune que les jeunes araignées conservent assez tard. Longueur variant de $2^{mm}1/3$ à 5 mm., le plus grand nombre étant vers 3 mm. Leur poids varie de $2^{mgr}1/4$ à $15^{mgr}1/2$, le plus grand nombre étant vers 4 à 5 mgr.

J'en prends un lot de 23, pesant ensemble 147 mgr. Je le broie et j'en injecte les 8/9 à un lapin, sans produire aucun trouble. Le 1/9 restant ne produit aucune hémolyse.

Tout comme le pouvoir hémolytique, la propriété toxique existe donc chez les araignées nouveau-nées et disparaît par la suite. Chaque fois qu'il y a toxicité, il y a également hémolyse.

§ 3. — Essai avec un mâle.

Voici le compte-rendu de cette épreuve :

Mâle adulte d'*Epeira diademata* capturé en octobre. Longueur totale : $6^{mm},5$; longueur de l'abdomen : 4 mm. ; largeur de l'abdomen : $2^{mm},5$. Poids : $25^{mgr}1/2$.

Broyé dans 1 cc. d'eau salée. Injecté dans le péritoine d'une souris Isabelle de 20 gr.

Aucune intoxication.

Un mâle adulte d'*Epeira diademata* n'est donc point toxique. Cette expérience, malheureusement isolée, semble cependant concluante.

§ 4. — Résumé et discussion.

De ces trois ordres d'essais, il résulte donc que le pouvoir toxique est, chez les Épeires, une propriété exclusive des organes génitaux femelles mûrs, tout comme le pouvoir hémolytique. Il se localise dans les œufs et subsiste chez les jeunes araignées tant que celles-ci conservent du vitellus maternel. Il disparaît ensuite et ne réapparaît qu'au moment où les ovules de la femelle se développent.

Cette conclusion s'oppose nettement à celle que Kobert avait formulée au sujet du poison de *Latrodectus Erebus* (Karakurte) et d'après laquelle le poison, sécrété par les organes génitaux de la femelle, serait bien transmis aux œufs et aux jeunes, mais subsisterait chez les adultes à tous les âges, aussi bien chez les mâles que chez les femelles.

Kobert avait en effet trouvé à peu près la même toxicité dans des extraits d'araignées entières, de céphalothorax ou de pattes que dans des extraits d'abdomens. Pensant même que le poison était dans les glandes des chélicères, c'est dans les céphalothorax qu'il l'avait tout d'abord cherché et trouvé.

N'ayant point expérimenté avec la Karakurte, je ne puis émettre, à ce sujet, une opinion fondée sur des faits. Cependant nous pouvons remarquer que tous les extraits de céphalothorax effectués par Kobert le furent avec des araignées desséchées; d'autre part, son extrait de pattes fut fait avec soixante pattes d'araignées mortes ou tuées pendant l'espace de deux semaines et desséchées. Les araignées employées par Kobert étaient très vraisemblablement des femelles mûres. Il est certain que pendant la dessiccation ou la conservation, il y avait, si faible fût-il, un début de décomposition. Les ovules mûrs devaient certainement se liquéfier plus ou moins et se répandre dans tout le corps de l'araignée, jusque dans les pattes. De là très probablement les résultats trouvés par Kobert, car les propriétés du poison de Karakurte le rapprochant étroitement de celui des Épeires, il est peu probable qu'il y ait entre les deux une différence fondamentale au point de vue de la localisation.

Notre conclusion est identique à celle que nous avions formulée pour le pouvoir hémolytique. Nous voyons de plus que, chaque fois qu'il y a toxicité, nous pouvons déceler en même temps un pouvoir hémolytique.

Les essais que nous venons de rapporter sont donc un puissant argument pour conclure au parallélisme des deux propriétés, hémolytique et toxique, de l'arachnolysine.

CHAPITRE III

PROPRIÉTÉS TOXIQUES DE L'HÉMOLYSINE DES ÉPEIRIDES (ARACHNOLYSINE).

Pour l'étude des propriétés toxiques de l'arachnolysine, j'ai employé presque exclusivement des œufs d'*Epeira diademata ;* pour quelques expériences seulement, j'ai pris des œufs d'*Epeira cornuta*.

§ 1. — Œufs d'*Epeira diademata*.

Les sujets furent des lapins, des cobayes et des souris. Les lapins furent inoculés dans la veine marginale de l'oreille, les autres dans le péritoine. Je fis, en outre, aux trois espèces, des injections sous-cutanées afin d'examiner les effets locaux du poison.

A. — Injections intraveineuses.

20 œufs d'*Epeira diademata* broyés dans 1 cc. d'eau physiologique. Filtré après 2 h. 1/2.

Un lapin de $2^{kgr},200$ (n° 2), reçoit le liquide dans la veine marginale de l'oreille.

Tout de suite après l'injection, l'animal est normal. 7 minutes après, il est inquiet ; sa respiration devient haletante.

12 minutes après, il est pris de mouvements brusques. Au cours de son agitation, il saute hors de la corbeille où il est placé. Après quelques mouvements saccadés, il s'accroupit dans un état de forte prostration.

14 minutes. — Il se couche sur le flanc, en proie à des convulsions, puis reste immobile. Il s'éteint insensiblement, 17 minutes après l'injec-

tion. La rigidité cadavérique survient très rapidement et est très forte.

Rien à l'autopsie. Pas trace d'hémolyse dans le sang. Pas de coagulation non plus.

Injection de 10 œufs d'*Epeira diademata* (1 centimètre cube de liquide) dans la veine d'un lapin de 1^{kgr}, 800 (n° 4).

Après l'injection, l'animal ne présente pas immédiatement de troubles graves. Il court seulement avec inquiétude, est saisi de frayeurs subites, éternue, se frotte le museau.

Après 20 minutes, sa respiration devient haletante. Il continue à éternuer, à secouer la tête, à se gratter le museau. Il présente des mouvements de la face.

40 minutes. — De plus en plus inquiet, il recherche l'obscurité. Il court encore, mais semble fatigué; se couche volontiers. La dyspnée augmente.

45 minutes. — Il se couche. Etat de parésie complète.

50 minutes. — Convulsions. Apnée.

51 minutes. — Il jette un cri et s'abat. Mouvements asphyxiques de la face. Mort,

Rien à l'autopsie.

Injection de 5 œufs d'*Epeira diademata* (2 cc.) dans la veine d'un lapin de 3 kilogs (n° 9).

Pas trace de troubles.

Les autres essais, faits avec des œufs *Epeira diademata*, ayant donné des résultats sinon identiques du moins analogues dans les grandes lignes, il me suffira de les donner sous forme de tableau. Je comprendrai dans ce tableau les 3 essais déjà indiqués (voir pages 152-153).

Résumons les résultats figurant dans ce tableau :

Au point de vue quantitatif : la dose mortelle minima des œufs d'*Epeira diademata*, pour le Lapin en injection intraveineuse, semble être comprise entre 1 œuf 1/2 et 2 œufs 1/2, au voisinage de 2 œufs par kilogramme d'animal. Chaque œuf pesant environ 2/3 de mgr., cela fait 1^{mgr},33 par kilogramme. Si l'on tient compte de la grande quantité d'eau contenue dans les œufs, on voit que le poids de substance active nécessaire pour produire la mort est certainement très faible.

On ne peut établir aucun rapport entre les quantités de poison injectées et les processus d'intoxication. Ou bien les ani-

INJECTION INTRAVEINEUSE D'ŒUFS D'*Epeira diademata*.

SUJET.	NOMBRE d'œufs d'Épeire injectés.	TEMPS écoulé jusqu'aux premiers signes d'intoxication.	TEMPS écoulé jusqu'à la mort.	PROCESSUS DE L'INTOXICATION.	AUTOPSIE.	NOMBRE d'œufs par kilogramme d'animal.
Lapin nº 1 1kg,250	120 (?)	0	0	Convulsions violentes. Arrêt du cœur. Mort. — Mort pendant l'injection. — D'où incertitude sur le nombre d'œufs réellement injectés.	Rien.	96 (?)
Lapin nº 2 2kgr,200	20	7 minutes.	17 minutes.	Dyspnée. Inquiétude. Mouvements brusques, agitation. Mouvements saccadés suivis de prostration. Convulsions. Immobilité. Mort sans convulsions.	Rien.	9,09
Lapin nº 3 2kgr,350	10	0	15 minutes.	Inquiétude. Défécation et miction. Parésie brusque du train postérieur. Ralentissement de la respiration. Mouvements de la face. Éternuements. Se couche. Secousses de la tête. Hoquets. Convulsions. Mort par asphyxie.	Rien.	4,25
Lapin nº 4 1kgr,800	10	20 minutes.	51 minutes.	Inquiétude, agitation. Tristesse. Éternuements et démangeaisons de la face. Dyspnée. Mouvements de la face. Secousses de la tête. — Se relève, court en cherchant l'obscurité. Fatigué, se couche volontiers. — Parésie. Convulsions, ralentissement de la respiration. — Convulsions. Jette un cri et s'abat. Hoquets asphyxiques. Mort.	Rien.	5,55
Lapin nº 5 1kgr,860	10	0	4 minutes.	Se couche. Convulsions. Hoquets. Mort.	Rien.	5,37

Lapin n° 6 1kgr,770	10	2 minutes.	5 minutes.	Inquiétude. Court, se secoue, se couche. — Convulsions. Tremblement. Respiration asphyxique. Mort douce.	Rien. — Cœur vide.	5,65
Lapin n° 7 1kgr,800	5	0	2 minutes.	Se couche. Convulsions. Hoquets. Mort.	Rien.	2,77
Lapin n° 8 1kgr,880	5	3 minutes.	18 minutes.	Se couche. Respiration rapide. Reste couché, puis court affolé. — Parésie complète. Légères convulsions. Fortes convulsions, contracture, cris, asphyxie. Mort.	Caillots dans le cœur. Rien d'autre.	2,66
Lapin n° 9 3 kilogr.	5	Survit.	Survit.	Aucun trouble.		1,66
Lapin n° 10 3kgr,600	5	Survit.	Survit.	2 jours après, à l'oreille où a eu lieu l'injection, accidents locaux : congestion, œdème et extravasation sanguine. Les accidents guérissent rapidement.		1,38
Lapin n° 11 6kgr,580	3 1/2 environ	1 minute.	6 minutes.	Dyspnée. Courses déréglées. Se couche. Convulsions. Mouvements asphyxiques de la face. Cris, convulsions. Arrêt de la respiration. Mort.	Rien.	5,98 env.
Lapin B-1 2kgr,140	2	Survit.	Survit.	Aucun trouble. Par des injections ultérieures répétées, immunisation de l'animal et obtention d'un sérum antihémolytique.		0,93
Lapin B-44 2kgr,340	2	Survit.	Survit.	Aucun trouble. Animal immunisé par des injections ultérieures.		0,85
Lapin B-45 2kgr,310	2	Survit.	Survit.	Aucun trouble. Animal immunisé par des injections ultérieures.		0,86

maux meurent au bout d'un temps relativement court, ou bien ils survivent sans troubles; il n'y a jamais d'état morbide intermédiaire. — La marche de l'empoisonnement ne dépend pas de la dose toxique; elle ne dépend pas non plus, toutes choses égales d'ailleurs, de la vigueur de l'animal. Elle semble être chose tout individuelle.

Les troubles commencent immédiatement ou après quelques minutes. C'est d'abord de l'inquiétude, puis de la dyspnée.

Ensuite, une parésie plus ou moins accentuée, pouvant aller jusqu'à l'immobilité. Cet état de prostration est interrompu par des crises de convulsions et parfois des courses folles. Enfin, surviennent généralement des mouvements asphyxiques qui se terminent par la mort. Dans certains cas, l'animal succombe doucement, sans convulsions et même sans mouvements asphyxiques. La durée totale de l'intoxication varie entre deux et cinquante minutes.

L'animal semble rarement souffrir. Dans un très petit nombre de cas, il poussa quelques cris avant de mourir. La cause immédiate de la mort semble être l'arrêt des mouvements respiratoires, parfois peut être, dans le cas d'une marche très rapide de l'empoisonnement, l'arrêt du cœur. On ne peut, en aucune façon, penser que la mort soit due à l'action hémolytique du poison.

L'injection par la veine marginale de l'oreille ne causa pas d'accidents locaux, sauf dans un cas où, l'injection ayant été peut-être poussée un peu vite, du liquide avait probablement filtré à travers les capillaires.

Les autopsies ne donnèrent lieu à aucune observation intéressante. Le sang n'était point altéré. Dans un seul cas, je vis une coagulation intracardiaque. Je ne constatai, à l'encontre de ce que Kobert vit quelquefois, ni œdème pulmonaire, ni congestion intestinale.

En somme, je constatai que l'action de l'arachnolysine par voie intraveineuse est très analogue à ce que Kobert avait observé avec cette même arachnolysine et avec le poison de Karakurte. Il y a paralysie motrice progressive avec des phases d'excitation des centres nerveux moteurs.

Immunisation. — Nous avons vu (2e partie, chapitre III) que l'immunisation contre les propriétés toxiques de l'arachnolysine est possible. Je rappellerai rapidement comment eut lieu cette immunisation :

Le lapin B-1 reçut, dans la veine de l'oreille, les injections suivantes :

Date.	Nombre d'œufs d'*Epeira diademata*	Date.	Nombre d'œufs d'*Epeira diademata*
8 février 1912.......	2	19 avril 1912............	8
15 » »	2	26 » »	20
22 » »	2	3 mai 1912............	20
29 » »	4	11 » »	22
7 mars 1912........	6	20 » »	26
16 » »	10	12 août 1912............	20
23 » »	10	21 février 1913..........	10
30 » »	15	1 mars 1913...........	20
4 avril 1912.........	19	12 février 1914......... (mortelle)	10

Le poids de l'animal, au début d e2kgr,140, passa à la fin à 3kgr,480. La plus forte injection fut de 26 œnfs, correspondant à peu près à 7,5 œufs par kgr. d'animal. Or, nous avons vu que la limite mortelle est au voisinage de 2 œufs par kgr. Au moment où l'animal reçut impunément 26 œufs, il aurait probablement succombé à l'injection de 7 œufs s'il avait été neuf.

Plus de six mois après la dernière injection, l'animal résista à 10 œufs, puis à 20 quelques jours après. Mais, lorsqu'après avoir de nouveau cessé les injections pendant près d'un an, je voulus réveiller l'immunité par une injection de 10 œufs, l'animal succomba en 50 minutes avec les accidents caractéristiques de l'empoisonnement par l'arachnolysine. Il avait reçu, à ce moment, 2,85 œufs par kgr. Je ne trouvai rien à l'autopsie.

Tous ces faits sont conformes à ce que l'on observe généralement dans les immunisations et ne présentent rien de particulier.

B. — Injections intrapéritonéales.

Pour de petits animaux comme les souris, l'injection intraveineuse était trop délicate et l'injection sous-cutanée agissait d'une façon trop irrégulière ; j'employai l'injection intrapéritonéale qui donna des résultats assez comparables. Je fis aussi quelques inoculations de ce genre à des cobayes.

Les souris étaient des souris domestiques, blanches ou de

couleur Isabelle. Malgré leur fragilité relative, ces sujets me donnèrent des résultats assez constants et résistèrent bien aux inoculations de liquides dont la toxicité était nulle ou faible.

Je piquais avec une aiguille fine, à pointe légèrement mousse sur la ligne blanche abdominale. Voici quelques exemples d'injections intrapéritonéales :

Un cobaye d'environ 300 gr. (nº 2) reçoit, dans la cavité péritonéale, une injection de 2cc,2 contenant 10 œufs d'*Epeira diademata*.

Aussitôt après l'injection, l'animal manifeste une grande agitation ; puis, brusquement, il est atteint de parésie du train postérieur. Sa respiration est dyspnéique. Il a des sauts saccadés, des secousses brusques de la tête et il happe dans le vide. —2 minutes après, il est plus calme ; respiration bruyante et saccadée.

Après 7 minutes, il tombe et reste étendu. Puis il se relève et marche ; il retombe.

2 h. 20 après, il est affaissé et ne se relève plus. Les mouvements asphyxiques de la face commencent. Il meurt. A l'autopsie, on ne trouve rien de particulier en dehors de l'abdomen.

Liquide péritonéal abondant, non sanglant. Très forte congestion de l'intestin, du gros intestin surtout.

Une souris Isabelle de 20 gr. (nº 4) reçoit, dans la cavité péritonéale, une injection de 1 cc. contenant 2 œufs d'*Epeira diademata*. Après 1 h. 10, on la trouve recroquevillée en boule, se déplaçant difficilement, respirant lentement. — 2 heures après, on la trouve morte.

Autopsie. — Liquide péritonéal abondant. Forte congestion intestinale, surtout en un point de l'intestin grêle. Poumons avec taches hémorrhagiques.

Une souris blanche de 21gr,5 (nº 9) reçoit dans le péritoine 3/8 de cc., contenant 3/4 d'œuf.

15 h. 1/2 après l'injection, l'animal semble fatigué. 3/4 d'heure plus tard, encore plus abattu ; dyspnée.

Puis il se rétablit peu à peu et est normal 20 heures après l'injection.

Une souris blanche de 20 gr. (nº 12) reçoit 1/2 cc., contenant 1/4 d'œuf. — Aucun trouble.

Je donnerai les autres essais sous forme de tableau (y compris les essais décrits ci-dessus (voir p. 158 et 159) :

Pour le Cobaye, le processus d'intoxication est en somme le même que celui observé chez le Lapin pour les injections intraveineuses. Les troubles commencent rapidement. L'animal présente de la dyspnée, une alternance d'agitation et de prostration, de la parésie et il meurt enfin, probablement par asphyxie. Par rapport à l'inoculation intraveineuse, il y a simplement ralentissement de la marche des phénomènes. Avec la dose la plus faible, la mort est très lente et l'on observe surtout de la prostration.

Pour la Souris, on observe de la dyspnée et surtout une narcose s'aggravant de plus en plus et aboutissant insensiblement à la mort.

Pour l'une des espèces comme pour l'autre, l'autopsie décèle généralement une surabondance du liquide péritonéal, de la congestion intestinale et parfois de la congestion pulmonaire pouvant aller jusqu'à des hémorrhagies locales.

La dose mortelle est une donnée moins intéressante pour l'injection intrapéritonéale que pour l'intraveineuse. Notons toutefois que pour un cobaye de 300 gr., elle est d'environ 5 œufs et qu'elle est de 1 œuf pour une souris de 20 gr.. Ce sont là, comme il fallait s'y attendre, des doses très supérieures aux doses que nous avons considérées comme mortelles pour le Lapin en injection intraveineuse. Pour le Cobaye, cela fait environ 15 œufs par kgr. d'animal tandis que le Lapin succombe à une injection intraveineuse de 2 œufs par kgr..

C. — Injections sous-cutanées.

Les injections sous-cutanées furent faites à des lapins, à un cobaye et à des souris.

Les effets furent assez divers et notamment les réactions locales assez intéressantes pour que je donne en détail les comptes-rendus de plusieurs de ces essais.

Un lapin de 2^{kgr},440 (n° 12) reçoit sous la peau du dos, en arrière de l'omoplate gauche, une injection de $2^{cc}3/4$ d'eau physiologique contenant 40 œufs d'*Epeira diademata*. L'inoculation a lieu le 31 janvier.

Le 1er février, les poils s'arrachent facilement à la place de la piqûre. Le 2, les poils sont tombés à cet endroit et l'épiderme s'exfolie

Injection intrapéritonéale d'œufs d'*Epeira diademata.*

Sujet.	Nombre d'œufs injectés.	Temps écoulé jusqu'aux premiers signes d'intoxication.	Temps écoulé jusqu'à la mort.	Processus de l'intoxication.	Autopsie.
Cobaye n° 1 345 gr.	15	10 minutes.	1 h. 55	Mouvements brusques de la tête. Tombe et se relève. Reste en boule; dyspnée. Crises d'agitation. La dyspnée augmente, respiration bruyante. Reste en boule ou se déplace avec inquiétude. Se couche; efforts pour se relever. Gémit quand on le touche. Mort en convulsions.	Non faite.
Cobaye n° 2 environ 300 gr.	10	0	2 h. 1/2	Agitation, puis parésie du train postérieur. Dyspnée. Secousses de la tête. Sauts saccadés. Respiration bruyante. Tombe, se relève. Puis s'affaisse immobile. Mouvements de la face; meurt doucement par asphyxie.	Très forte congestion intestinale, du gros intestin surtout. Liquide péritonéal abondant, non sanglant.
Cobaye n° 3 environ 300 gr.	5	4 minutes.	16 h. 1/2	Parésie légère du train postérieur; tristesse. Puis amélioration. Bientôt devient de nouveau morne. Crie quand on le touche. Remue difficilement. Respiration un peu bruyante. — Meurt le lendemain.	Forte congestion intestinale. Congestion des poumons.
Souris Isabelle n° 1 20 gr.	4	?	2 h. 1/4	Observée après 2 heures. Triste et somnolente. — Trouvée morte 1/ 4 d'heure plus tard.	Rien. — Pas même de surabondance du liquide péritonéal.
Souris Isabelle n° 2 22 gr.	3		Moins de 2 h.	Trouvée morte après 2 heures.	Congestion intestinale.
Souris Isabelle n° 3 22gr,5	2		Moins de 2 h.	Trouvée morte après 2 heures.	Forte congestion intestinale.
Souris Isabelle n° 4 20 gr.	2	?	Moins de 3 h.	Trouvée très malade après 1 h. 10. Abattue. Dyspnée. — Trouvée morte 3 h. 10 après l'injection.	Liquide péritonéal abondant. Forte congestion intestinale surtout en un point. Taches hémorrhagiques aux poumons.

Souris Isabelle nº 5 22 gr.	1 1/2		Moins de 16 h.	Trouvée malade après 3 h. 5. Prostration. — Trouvée morte 16 heures après l'injection.	Congestion intestinale. Trouvé un grand ténia dans l'intestin. Poumons normaux.
Souris blanche nº 6 21gr,5	1	?	Un peu plus de 2 h.	Trouvée, après 2 heures, étendue, agonisante, respirant faiblement. Meurt peu après.	Assez forte quantité de liquide péritonéal. Très forte congestion intestinale. — Un peu de poison avait dû passer sous la peau, car œdème.
Souris Isabelle nº 7 18 gr.	1	Survit.	Survit.	Aucun trouble.	
Souris blanche nº 8 22 gr.	1	Survit.	Survit.	Aucun trouble.	
Souris blanche nº 9 21gr,5	3/4	Probablement de l'ordre de 12 h.	Guérit.	Après 15 h. 1/4, l'animal semble seulement fatigué. Après encore 1 heure, prostration plus grande et dyspnée. Se rétablit une vingtaine d'heures après l'injection.	
Souris Isabelle nº 10 12 gr.	1/2	?	Moins de 16 h.	Donne des signes de malaise après 3 h. 5. — Trouvée morte 16 heures après l'injection.	Pas de congestion intestinale. Poumons très ratatinés avec quelques taches hémorragiques. Liquide pleural très abondant. Liquide péritonéal normal. Foie pâle.
Souris Isabelle nº 11 21 gr.	1/2	Survit.	Survit.	Aucun trouble.	
Souris blanche nº 12 20 gr.	1/4	Survit.	Survit.	Aucun trouble.	
Souris Is abelle nº 13 14 gr.	1/4	Survit.	Survit.	Aucun trouble.	
Souris blanche nº 14 16 gr.	1/8	Survit.	Survit.	Aucun trouble.	

en laissant suinter une sérosité légèrement sanglante. La peau est très irritée autour de cette plaque. Le 3, une croûte se forme.

Voulant immuniser le lapin, je poursuis les injections.

Le 7 février, le lapin a conservé son poids depuis la piqûre ; la croûte subsiste. — Injection de 50 œufs dans 2^{cc} 3/4 d'eau physiologique, en arrière de l'omoplate droite.

Le 8 février, rien. La première plaie semble se cicatriser. La deuxième injection ne donne pas de plaie.

Le 13 au soir, même état.

Le 15, le lapin pèse 2^{kgr},420. Je découvre, à la place de la première piqûre, une plaie très grave, béante. Le tissu cellulaire est à nu. Pas de suppuration. Désinfecté la plaie, fait 2 points de suture et pansé. — Injecté sur le milieu du dos, en arrière des deux injections précédentes, une nouvelle dose de 50 œufs dans 2^{cc} 3/4 d'eau physiologique.

Le 17, les poils s'arrachent à cette troisième place et l'épiderme s'exfolie comme lors de la première piqûre. La suture de la première va bien. Le coude droit perd ses poils. L'animal cesse de manger.

Le 18, la troisième plaie s'est aggravée. Les tissus sont comme digérés ; le pourtour de la plaie est gangrené. Le lapin est dans un état très précaire. Respiration ralentie. Train postérieur raide.

L'animal ne mange pas et boit avidement. — Parésie progressive, apnée, convulsions des pattes. Mort par cessation des mouvements respiratoires.

Autopsie. — Poids 2^{kgr},300. A la place de la première injection, cicatrisation en bonne voie. Fortes adhérences dans le tissu cellulaire. Tissus sous-jacents très congestionnés.

A la place de la deuxième injection, rien à l'endroit même. Le liquide a dû couler par son propre poids dans les mailles du tissu cellulaire, le long de la patte droite et jusqu'au thorax. Partout en effet, le long de ce trajet, œdème. Au coude, le poil est tombé, œdème plus fort. De plus, près du coude, petite eschare de 1 cmq. environ.

A la place de la troisième injection, sous la plaque gangrenée, fort œdème.

Le liquide a pu couler jusque vers l'abdomen, car fortes adhérences dans le tissu cellulaire de cette région. Même un peu d'œdème.

Poumon droit congestionné et brun à la base. Poumon gauche brun partout. Foie congestionné et présentant sur le bord deux taches rouge brique. Rien d'autre.

L'injection sous-cutanée d'œufs d'Épeire produit donc, dans ce cas, des effets locaux extrêmement marqués que l'on peut résumer par : fort œdème pouvant être suivi de digestion des tissus.

Des injections successives ne semblent conférer aucune immunité contre l'action locale.

La mort semble pouvoir être attribuée à la gravité des effets locaux qui finissent par agir très fortement sur l'état général de l'animal.

Un autre essai, avec un lapin, donna un résultat différent :

Un lapin (n° 13) reçoit, sous la peau du dos, 10 œufs d'Épeire dans 3/4 de cc. d'eau salée. Il ne se produit rien.

Le surlendemain, nouvelle injection, à la même place, de 1/2 cc. contenant 8 œufs. Toujours rien.

Dans cette expérience, le poison était à dose bien plus faible que pour le premier lapin, et aussi dans une quantité de liquide plus petite. Il a dû être absorbé avant de pouvoir agir sur les tissus.

Dans les deux cas précédents, les doses étaient trop faibles, étant donné le mode d'inoculation, pour donner des effets généraux bien caractérisés.

J'essayai avec un cobaye :

Un cobaye (n° 4) reçoit sous la peau du dos 3/4 de cc. d'eau salée contenant 12 œufs d'Épeire.

Le lendemain, les poils s'arrachent facilement à l'endroit de la piqûre, l'animal crie.

Le surlendemain, la place est dénudée. L'animal crie quand on le touche. Fort œdème, l'épiderme se fend.

Quatre jours après, formation d'une croûte et guérison.

On observe toujours une action locale assez forte, mais l'animal guérit.

J'inoculai des souris.

Une souris blanche (n° 15) de 15 gr. environ reçoit, sous la peau du dos, la macération de 15 jeunes Épeires, fraîchement écloses, dans 1 cc. d'eau salée.

Après 5 minutes, début de parésie des membres postérieurs.

Après 15 minutes, la souris titube. Après 25 minutes, elle est à plat ventre et réagit très faiblement ; respiration lente et faible.

Après 30 minutes, l'animal s'étire et a des mouvements saccadés des pattes.

Après 35 minutes, on ne perçoit plus qu'une faible respiration et la souris s'éteint doucement après 55 minutes.

Rien à l'autopsie.

Souris blanche (n° 16) de 15 gr. environ. 15 œufs d'Épeire, dans 1 cc., sous la peau du dos. Il est 5 h. 1/2.

Tout d'abord rien. Le lendemain matin, le derme est à vif sur tout le flanc gauche (où a dû s'infiltrer le liquide).

Le surlendemain, la souris est morte. L'abdomen est ouvert sur le côté gauche, où était la plaie de la veille. Rien d'autre à l'autopsie.

Il est probable que, dans ce cas, il y a digestion des tissus comme chez le lapin n° 12, mais ici elle est suffisante, à cause de la faible épaisseur de la paroi, pour entraîner la perforation. Il se peut aussi que sous l'action de la douleur, l'animal aide, des pattes ou des dents, à la déchirure.

Souris blanche (n° 17) de 15 gr. environ. 10 œufs d'Épeire, dans 1 cc., sous la peau du dos.

Le lendemain, à la hanche droite, derme à vif. La plaie guérit peu à peu.

Effet local identique à celui du cas précédent, mais moins grave et disparaissant.

Une autre souris succomba à l'injection de 10 œufs. Elle se gratta, se mit en boule et mourut dans la nuit. Je ne trouvai qu'un fort œdème, avec chute des poils, à la place piquée.

De deux autres enfin, l'une reçut 10 œufs, eut une plaie à la hanche et guérit ; l'autre reçut 5 œufs, eut une plaie à la hanche et mourut 6 jours après ; à l'autopsie, je trouvai sur cette dernière, une forte plaie à l'anus, causée ou non, je ne sais, par le poison.

J'essayai enfin avec des grenouilles.

Une grenouille reçoit, sous la peau du dos, 50 œufs dans 1 ^{cc} 1/2 d'eau salée.

Le lendemain, affaiblissement, faible réaction aux excitations. Sauts de 10 cm. au plus. Pattes antérieures ne réagissant pas. La grenouille reste immobile ; ne se retourne pas si on la place sur le dos.

Le surlendemain, la grenouille est morte. — Forte congestion à la place de l'injection. Rien d'autre.

Une autre grenouille reçoit 15 œufs, dans 1 cc., sans aucun effet.

En résumé, je n'ai pu distinguer d'effets généraux, dans le cas d'injections sous-cutanées, que chez la Souris et la Grenouille.

Injection intraveineuse d'oeufs d'*Epeira cornuta*.

Sujet.	Nombre d'oeufs injectés.	Temps écoulé jusqu'aux premiers signes d'intoxication.	Temps écoulé jusqu'à la mort.	Processus de l'intoxication.	Autopsie.	Nombre d'oeufs par kilogramme d'animal.
Lapin n° 14 1kgr,950	50	8 minutes.	15 minutes.	Dyspnée. Se couche. Parésie. Court affolé et s'abat. Mort par asphyxie.	Rien.	25,6
Lapin n° 15 2kgr,180	30	Survit.	Survit.	Aucun trouble.		13,7
Lapin n° 16 1kgr,920	16 en cours de développement.	0 (Troubles légers).	Survit.	Après l'injection, l'animal est attristé. Tachypnée. Le malaise se dissipe. Après une course inquiète, l'animal redevient peu à peu normal.		8,3

— Le processus d'intoxication est alors le même que celui observé chez les souris inoculées dans le péritoine : narcose et parésie progressive. — Par contre, j'ai pu observer partout des effets locaux très considérables : congestion, œdème et digestion des tissus pouvant aller, chez de petits animaux, jusqu'à la perforation de la paroi du corps ; chez des animaux plus grands, la mort peut survenir s'il y a répétition des injections.

Ces actions locales sont, comme il est naturel, assez irrégulières ; pour les faibles doses, il y a toujours guérison par formation d'eschare.

Il est à noter que dans les procès-verbaux de ses essais par injection sous-cutanée, Kobert insiste très peu sur les effets locaux. A peine signale-t-il parfois des œdèmes gélatineux.

§ 2. — Œufs d'*Epeira cornuta*.

Les œufs de l'*Epeira cornuta* contenant de l'arachnolysine, comme ceux de l'*Epeira diademata*, devaient être également toxiques. Je fis des injections intraveineuses à 3 lapins (voir page 163).

Les œufs d'*Epeira cornuta* produisent la même intoxication que ceux d'*Epeira diademata*.

La dose mortelle est aux environs de 20 œufs par kilogramme d'animal pour le Lapin ; 1 œuf d'*Epeira cornuta* pèse environ 2/5 de mgr. — 1 œuf d'*Epeira diademata* pèse environ 2/3 de mgr., et la dose mortelle est aux environs de 2 œufs par kilogramme. Il faut, en nombre, dix fois plus d'œufs d'*E. cornuta* que d'œufs d'*E. diademata* et cependant la différence de poids n'est pas même du simple au double.

Cela prouve que si, qualitativement, les deux espèces d'œufs produisent les mêmes effets, les œufs d'*Epeira cornuta* sont quantitativement bien moins toxiques que ceux d'*Epeira diademata*. Nous avions d'ailleurs vu qu'ils étaient aussi moins hémolytiques.

§ 3. — Inoculation de « sensibilisatrice d'Épeire ».

La « sensibilisatrice d'Épeire », c'est-à-dire l'arachnolysine chauffée à 62° ou traitée par les acides, n'est pas hémolytique

(sauf faiblement pour certains sangs exceptionnels). J'examinai si elle conserve ou non des propriétés toxiques.

Je me servis surtout de sensibilisatrice obtenue par traitement à l'acide.

Cette sensibilisatrice était toujours préparée de la même façon :

20 œufs d'*Epeira diademata* sont broyés dans 1 cc. d'eau salée. J'ajoute 1/3 de cc. d'acide chlorhydrique du commerce (22° Baumé) à 1 p. 100. — Après dialyse, je ramène à 2 cc., je laisse reposer et je décante. Je resale avant l'injection.

Je vérifiais toujours, par un contrôle hémolytique, que la substance injectée avait tous les caractères de la sensibilisatrice.

J'ai rassemblé ici tous les cas d'inoculation au moyen de sensibilisatrice, aussi bien les essais effectués spécialement pour la démonstration du fait, que ceux que je fis dans des circonstances variées (lapins témoins, immunisations).

Voici le tableau résumant toutes ces expériences : les lapins qui pesaient tous environ 2 kgr., ou un peu plus, furent inoculés par voie intraveineuse).

Sujet.	Nombre d'œufs d'Épeire correspondant à la sensibilisatrice injectée.	Résultat.
Lapin....................	10	Rien.
»	10	»
»	14 environ	»
»	15	»
»	15	»
»	15	»
»	50	»
Souris Isabelle de 15 gr. (injection intrapéritonéale).	10 environ	»

Même à la dose de 50 œufs, la sensibilisatrice à l'acide est donc inoffensive pour le Lapin en injection intraveineuse. Une souris peut impunément en recevoir, dans le péritoine, une dose correspondant à 15 œufs.

Surtout, si nous nous rappelons que les doses mortelles pour les œufs neufs sont, dans les mêmes conditions, de 5 œufs et 1 œuf environ, nous pouvons considérer la sensibilisatrice à l'acide comme dépourvue d'action toxique.

Un certain nombre d'expériences déjà anciennes peuvent nous donner des renseignements sur la toxicité de la sensibilisatrice préparée par la chaleur.

Je chauffai des macérations d'œufs d'Épeire faites à l'eau physiologique et j'injectai ces liquides chauffés, à des souris blanches, sous la peau du dos. Les essais ayant été faits simplement pour voir si la propriété toxique de l'arachnolysine résistait à la chaleur, à une époque où j'ignorais encore l'existence de la «sensibilisatrice », je ne fis point de contrôle hémolytique par addition de « complément ». On pourrait donc douter de l'existence de la sensibilisatrice dans les liquides chauffés employés. Mais l'expérience m'ayant montré par la suite que les temps de chauffage et les températures dont il s'agit ici laissaient la sensibilisatrice intacte, j'ai tout lieu de penser que les liquides chauffés employés contenaient bien de la sensibilisatrice.

Voici les résultats de ces inoculations :

Nº.	Liquide.	Chauffage.	Résultat.
1	8 œufs dans 1 cc.	2 h. à 58º,5-60º	La souris meurt en plus de 4 h. 1/2 et moins de 17 heures.
2	10 » » 1 cc 1/2	2 h. 10 à 58º,5-59º5	Quelques troubles. Guérit.
3	15 » » 3/4 cc.	1 h. 1/2 à 55º,5-56º5	Meurt en plus de 4 h. 1/2 et moins de 15 heures.
4	15 » » 1 cc.	2 h, à 59º-61º	Quelques troubles. Survit.

Je fis des témoins au liquide non chauffé (même dose) pour les nos 1 et 4, ils moururent tous deux avec le processus ordinaire (narcose progressive) et les accidents locaux habituels (œdème et chute des poils).

Les souris nos 1 et 3, qui succombèrent à l'action de la sensibilisatrice insuffisamment chauffée, moururent avec à peu près les mêmes phénomènes généraux que ces témoins. Quant aux accidents locaux, ils furent nuls chez l'une et plus faibles chez l'autre que chez les témoins. — Pas d'accidents locaux chez les survivantes.

Avec les liquides nos 3 et 4, je fis un contrôle hémolytique. Il donna : résultat positif (hémolyse) avec 3 et négatif avec 4, comme pour l'intoxication.

La sensibilisatrice préparée à la chaleur est donc dépourvue de toxicité comme celle à l'acide. Au cours de l'atténuation

par la chaleur, l'arachnolysine perd d'abord sa faculté de déterminer des accidents locaux, et puis seulement sa toxicité générale.

En résumé, l'arachnolysine chauffée ou traitée par un acide perd sa toxicité en même temps qu'elle perd son pouvoir hémolytique.

§ 4. — Inoculation de mélanges « sensibilisatrice d'Épeire + arachnolysine diluée » et « sensibilisatrice d'Épeire + œufs de Meta segmentata ».

Ces mélanges sont fortement hémolytiques alors que le pouvoir hémolytique des constituants est nul ou insignifiant. Je cherchai s'il en était de même pour la toxicité générale.

A. — « Sensibilisatrice d'Épeire + arachnolysine diluée ».

Je fis quatre essais, trois sur le Lapin (injection intraveineuse) et un sur la Souris (injection intrapéritonéale).

N° 1. — Injecté dans la veine d'un lapin $1^{cc},5$ de sensibilisatrice à l'acide (correspondant à 15 œufs) mélangée avec 1 cc. d'eau salée contenant 1 œuf d'Épeire neuf.

L'animal est en complète parésie après une minute. Quelques convulsions précèdent la mort qui se produit en 5 minutes par asphyxie.

A l'autopsie : forte congestion pulmonaire.

Un témoin reçoit la même dose de sensibilisatrice seule sans rien ressentir.

N° 2. — Essai identique avec $1^{cc},5$ de sensibilisatrice à l'acide (environ 14 œufs) et un œuf d'Épeire neuf.

Le lapin meurt en 27 minutes avec les mêmes phénomènes (parésie et convulsions), qui sont caractéristiques de l'intoxication par l'arachnolysine. Rien à l'autopsie. — Un témoin reçoit la même quantité de sensibilisatrice seule sans rien ressentir.

Comme contrôle hémolytique : [1/2 cc. de sensibilisatrice + 1/8 d'œuf neuf] hémolyse 1 cc. d'une émulsion de globules de Bœuf à 5 p. 100.

N° 3. — Même essai sur un lapin avec « 1 cc. de sensibilisatrice (10 œufs) + 1/4 d'œuf neuf ». — Rien.

N° 4. — 1 cc. de sensibilisatrice (10 œufs environ) + 1/4 d'œuf neuf.

Injection dans le péritoine d'une souris Isabell- de 15 gr. — Rien. 1/4 d'œuf seul ne donne rien non plus.

Pour l'essai n° 3, l'insuccès doit être attribué à la quantité trop faible d'arachnolysine pure (1/4 d'œuf seulement).

Pour l'essai n° 4, les quantités sembleraient à première vue suffisantes. En effet, la dose toxique est, dans des conditions analogues, pour l'arachnolysine intacte, d'environ 1 œuf. Il faudrait plutôt attribuer ici l'insuccès à la voie d'inoculation. Il se peut que le mélange soit absorbé par voie péritonéale de telle façon qu'il ne puisse agir en bloc ; il en serait ainsi par exemple si l'un des constituants pénétrait plus facilement que l'autre dans l'organisme et était éliminé plus rapidement aussi.

Par contre, les essais n° 1 et n° 2 sont très démonstratifs. — Seul, $1^{cc},5$ de sensibilisatrice (15 œufs) est sans aucune action; 1 œuf neuf est, nous l'avons vu dans les pages précédentes, sans aucune action (dose mortelle minima, dans les mêmes conditions, vers 4 œufs). Le mélange tue le Lapin comme une forte dose d'arachnolysine intacte.

B. — « Sensibilisatrice d'Épeire + œufs de meta segmentata ».

Nous verrons plus loin que les œufs de *Meta segmentata* sont eux-mêmes toxiques, à très faible dose, pour la Souris (en injections intrapéritonéales) ; ils sont aussi toxiques, à dose plus forte, pour le Lapin, en injections intraveineuses. Je n'opérai donc que sur ce dernier animal et je n'employai, dans les mélanges, que des doses d'œufs de *Meta* très au-dessous de leur dose mortelle minima.

N° 1. — Un lapin reçoit dans la veine un mélange de $1^{cc},5$ de sensibilisatrice à l'acide (15 œufs) avec 6 œufs de *Meta* (broyés dans 1 cc. d'eau salée). — Aucun trouble.

N° 2. — Un lapin de 1870 gr. reçoit dans la veine un mélange de $1^{cc},5$ de sensibilisatrice à l'acide (15 œufs) et de 10 œufs de *Meta* (broyés dans 2 cc. d'eau salée).

Cinq minutes après, il défèque, urine et tombe en convulsions. Puis il reste immobile avec, de temps en temps, quelques secousses brusques des membres. La respiration se ralentit et il meurt doucement dix minutes après l'injection. — Rien à l'autopsie.

Le lapin meurt donc avec tous les signes de l'intoxication par une forte dose d'arachnolysine.

Le mélange du n° 1 devait être trop faible en œufs de *Meta* pour agir. Le n° 2 nous prouve en tout cas qu'un mélange de sensibilisatrice à l'acide et d'œufs de *Meta*, fait en proportions convenables, est extrêmement toxique bien que ses constituants ne le soient pas (dose mortelle des œufs de *Meta* pour un lapin : 50 œufs).

En résumé, au point de vue de la toxicité, les mélanges de sensibilisatrice à l'acide avec de l'arachnolysine diluée ou avec des œufs de *Meta segmentata* présentent les mêmes propriétés que l'arachnolysine neuve. — Ces faits sont tout à fait analogues à ce qui se produit pour l'hémolyse. Les deux pouvoirs, hémolytique et toxique, sont, là encore, inséparables. Ce groupe d'essais montre encore le parallélisme des deux propriétés.

CHAPITRE IV

ETUDE DE LA TOXICITÉ DES ŒUFS POSSÉDANT UN POUVOIR HÉMOLYTIQUE « COMPLÉMENTAIRE ».

Les œufs « complémentaires » n'ont point de propriété hémolytique directe, à part une action très faible sur de rares sangs exceptionnels. Mélangés avec de la « sensibilisatrice d'Épeire », ils donnent un liquide fortement hémolytique. De plus, par un certain nombre de propriétés, leurs macérations sont très analogues à des solutions d'arachnolysine. — Il était donc intéressant d'étudier la toxicité de ces œufs.

J'examinai à ce point de vue les œufs de : *Meta segmentata* Clerck, *Tetragnatha montana* E. Sim., *Linyphia triangularis* Clerck et *Linyphia montana* Clerck.

§ 1. — Œufs de *Meta segmentata*.

J'essayai d'abord d'inoculer des souris. L'injection fut faite dans le péritoine.

Sujet.	Nombre d'œufs.	Résultat.
Souris blanche 20 gr.	17	Meurt en 2 heures.
» » 22 gr.	10	Meurt en 2 heures.
» » 15 gr.	5	Meurt en 2 heures.
Souris noire 20 gr. env.	4	Survit après un fort malaise.
» » 20 gr.	3	Meurt en plus de 6 h. 1/2 et moins de 21 heures.
» » 20 gr. env.	2	Survit après une légère fatigue.

Une injection intrapéritonéale d'œufs de *Meta* peut donc être mortelle pour la Souris.

Le processus d'intoxication est très semblable à celui observé sur la Souris dans l'empoisonnement par l'arachnolysine : narcose progressive, parésie et dyspnée ; la mort survient par cessation de la respiration, avec ou sans mouvements asphyxiques.

A l'autopsie, on trouve les poumons congestionnés, souvent avec des hémorragies. L'intestin est très congestionné, avec des maxima par places, et de plus il présente, en certaines sections, un ramollissement très accentué.

La dose mortelle peut être évaluée à environ 5 œufs pour une souris d'une vingtaine de grammes.

Deux autres souris succombèrent à l'injection d'une macération obtenue en broyant une femelle entière de *Meta segmentata* var. *Mengei*. L'araignée pesait 20 mgr. ; une souris reçut au début de l'après-midi, dans le péritoine, 1/2 de l'araignée, l'autre 1/4. Toutes deux moururent dans la nuit.

Une souris reçut enfin de la macération d'œufs en injection sous-cutanée :

Souris blanche. Injection sous la peau du dos de 1 cc. d'eau salée contenant 50 œufs.

Elle meurt en 5 h. 1/2 avec le même processus que les souris inoculées par voie péritonéale.

Aucune lésion interne. A la place de la piqûre, fort œdème gélatineux et chute des poils tout comme lors d'une injection d'arachnolysine.

Les œufs de *Meta* sont donc toxiques pour la Souris. L'action est très analogue à celle de l'arachnolysine, sauf que l'effet local sur les tissus est plutôt plus violent ici. — La dose mortelle par voie intrapéritonéale est à peu près de 5 œufs pour une

souris d'une vingtaine de grammes; pour *Epeira diademata*, elle était d'environ 1 œuf. Un œuf de *Meta* pesant 1/5 de mgr. et un d'Épeire environ 2/3 de mgr., on voit que l'ordre de grandeur des pouvoirs toxiques est tout à fait le même pour les deux espèces.

Les souris me servirent aussi à vérifier sommairement que la propriété toxique des *Meta* appartient aux femelles seules.

Je fis des inoculations intrapéritonéales à des souris avec :

1° Un mâle de *Meta segmentata* var. *Mengei* de 11 mgr. Souris blanche.

2° Un mâle de *Meta segmentata* de 31 mgr. Souris Isabelle.

Deux mâles de *Meta segmentata* de 14 et 17 mgr. Souris Isabelle.

4° Deux mâles de *Meta segmentata* de 21 et 32 mgr. Souris Isabelle.

Je n'observai aucune intoxication.

Il est donc très vraisemblable que la propriété toxique des *Meta* est une propriété des organes génitaux femelles tout comme la propriété hémolytique « complémentaire ».

Nous pourrions ne pas être surpris de voir la Souris sensible à l'action des œufs de *Meta*. En effet, nous avons vu que le sang de Souris est un de ces sangs exceptionnels, faiblement sensibles à l'action directe des œufs de *Meta* à forte dose.

Le cas était différent pour le Lapin dont le sang n'est pas sensible aux œufs de *Meta*, même à la dose de 10 œufs, dans un cc., pour un cc. de globules dilués à 5 p. 100.

J'opérai sur le Lapin uniquement par voie intraveineuse. Ci-dessous le tableau des essais (p. 172) :

Jusqu'à 30 œufs, il n'y a aucun effet toxique.

A 50 œufs, on constate un cas de mort lointaine, par cachexie due certainement à l'effet du poison.

A partir de 50 œufs, on observe une intoxication de caractère particulier. Pendant un certain temps, variant entre un jour 1/2 et deux jours 3/4, on ne remarque aucun trouble grave, parfois un peu de tristesse et du manque d'appétit; puis, l'animal meurt, très rapidement.

J'eus beaucoup de difficultés à assister à la mort d'un de ces

Injection intraveineuse d'œufs de *Meta segmentata*.

Nº	SUJET.	NOMBRE d'œufs.	EFFETS DE L'INTOXICATION.	AUTOPSIE.
1	Lapin B-28 2.500 gr.	15	Rien. — L'animal reçoit des injections ultérieures pour immunisation.	
2	Lapin B-2 2.100 gr.	20	Rien. — Immunisation poursuivie.	
3	Lapin B-30 2.200 gr.	25-30	Rien. — Immunisation poursuivie.	
4	Lapin 2.000 gr.	50	Aucun trouble, sauf un amaigrissement continu. Trouvé mort au bout de 23 jours; a maigri d'un tiers.	Poumons très congestionnés. Rate énorme et marbrée de taches blanchâtres.
5	Lapin 2.180 gr	50	Rien, pendant près de 2 jours, que de la tristesse et du manque d'appétit. Puis crise mortelle (Voir détails plus loin).	Congestion des poumons. Légère surabondance du liquide pleural.
6	Lapin 2.200 gr.	100	Aucun trouble. Trouvé mort, très rétracté, 2 j. 3/4 après la piqûre.	Forte congestion pulmonaire. Surabondance de liquide pleural et de liquide péritonéal.
7	Lapin 2.100 gr.	120	Aucun trouble. Trouvé mort un peu moins d'1 j. 1/2 après la piqûre.	Poumons très congestionnés. Anses intestinales piquetées de points rouges.
8	Lapin 2.270 gr.	120	Tristesse au bout d'environ 20 h. Trouvé mort 1 j. 3/4 après la piqûre.	Un poumon congestionné. Appendice vermiculaire piqueté de points rouges.
9	Lapin 1.950 gr.	200	Aucun trouble. Trouvé mort 2 j. 1/2 après.	Léger accident local à l'oreille piquée. Poumons très congestionnés.
10	Lapin 2.330 gr.	200	Perte d'appétit au bout de 24 h. Trouvé mort, rigide et contorsionné, environ 1 j. 1/2 après la piqûre.	Congestion pulmonaire et intestinale. Surabondance de liquide pleural.
11	Lapin 2.150 gr.	200	Aucun trouble. Trouvé mort un peu moins de 2 j. après la piqûre. Aucun signe particulier 2 h. 1/2 avant le moment où on le trouve mort.	Fort œdème à l'oreille piquée et dans la région faciale avoisinante. Rien d'autre.

animaux; elle survenait le plus souvent au milieu de la nuit. Je pus observer un cas complètement :

Lapin n° 5 (2.180 gr.). — Injection de 50 œufs le 31 mars à 19 h. 1/4.

1er avril. — Rien, l'animal perd l'appétit à partir du soir.

2 avril. — Le matin, le lapin est morne et s'attriste de plus en plus. Pas de troubles visibles.

Vers 15 h. 1/4, il se couche. Si on le relève, il marche normalement. A 15 h. 25, il est dans un état de forte prostration. Toujours pas de troubles graves.

A 15 h. 45, il s'affale sur le ventre. Parésie complète des membres. Respiration lente et faible. Reste couché sans mouvement. Puis deux ou trois secousses convulsives précédant l'apparition des mouvements asphyxiques de la face.

A 15 h. 52, mort.

Autopsie. — Pas d'accidents locaux. Congestion des poumons. Liquide pleural un peu surabondant. Urine jaune foncé, très chargée.

Pendant près de deux jours, rien qu'une diminution de l'appétit et une vague tristesse apparaissant tard. Puis brusquement, une sorte de crise avec diminution de la respiration, parésie et quelques convulsions. Enfin mort asphyxique. Les phénomènes qui précèdent la mort sont très analogues à ceux de l'intoxication par l'arachnolysine.

Au cours de la période latente d'intoxication, je ne pus observer directement aucun trouble physiologique. Ni l'observation de la température, ni celle de la respiration, ni celle des mouvements du cœur ne me donnèrent de résultat intéressant.

Je fis dans plusieurs cas des numérations de leucocytes. J'observai toujours une diminution brusque de leur nombre aussitôt après l'injection. Cette décroissance était suivie d'une augmentation lente mais très forte : pour le lapin de l'essai n° 8, le maximum observé fut 25.550 (nombre normal vers 11.500), à peu près au milieu de la journée qui précéda la nuit de la mort, environ vingt heures après l'injection. Pour le lapin de l'essai n° 7, le maximum fut 31.200 (nombre normal vers 11.000), dans l'après-midi qui précéda la nuit de la mort, environ 17 heures après l'injection.

Le lapin de l'essai n° 5 survécut. Il présenta un maximum

leucocytaire (37.000 au lieu de la normale 14.000 à 15.000), 48 heures après l'injection. Ce maximum coïncida presque exactement avec un minimum dans le nombre des hématies (2.300.000 au lieu de 5.600.000) et un léger relèvement de la température (39°,3 au lieu de 38°,4). Dans les jours suivants, tout revint lentement à la normale.

Ces variations, intéressantes par leur amplitude, n'ont rien de particulier à la substance injectée ; elles accompagnent les inoculations de tous les « antigènes » et notamment des toxines.

Nous avons vu (2e partie, chapitre III) que l'immunisation des lapins contre les œufs de *Meta* est possible. Des lapins immunisés de 2 kgr. environ reçurent respectivement, dans les veines, jusqu'à 80, 88 et 114 œufs sans succomber.

En résumé, les œufs de *Meta segmentata*, très toxiques pour la Souris en injections intrapéritonéales, sont également toxiques pour le Lapin en injections intraveineuses. La dose mortelle minima est de 50 œufs pour un lapin de 2 kgr.. Ils sont moins toxiques que les œufs d'*Epeira diademata* (dose mortelle 4 à 5 œufs, poids de l'œuf : 2/3 de mgr.) mais plus toxiques que ceux d'*Epeira cornuta* (dose mortelle : 40 œufs, poids de l'œuf : 2/5 de mgr.).

Le processus particulier de l'intoxication produite sur le Lapin, par injection intraveineuse, différencie nettement les œufs de *Meta segmentata* des œufs d'Épeire.

§ 2. — Œufs de *Tetragnatha montana.*

Les œufs de *Tetragnatha montana* E. Sim. sont « complémentaires » tout comme les œufs de *Meta*, quoique à un degré moindre. Ils sont un peu plus gros que les œufs de *Meta* (poids de 20 œufs: 6^{mgr},5 au lieu de 4 mgr.).

J'en injectai des macérations dans le péritoine de 6 souris blanches de 20 gr. environ. Elles reçurent respectivement 2, 4, 6, 8, 15 et 20 œufs. Celle ayant reçu 8 œufs resta seulement quelques heures en boule avec de la dyspnée. Les autres ne furent même pas incommodées.

Ces œufs, quoique « complémentaires », ne se montrèrent donc point toxiques pour la Souris.

§ 3. — Œufs de *Linyphia*.

Des essais faits avec des œufs de *Linyphia triangularis* Clerck et de *Linyphia montana* Clerck, ainsi qu'avec une femelle prête à pondre de *Linyphia hortensis* Sundev., ont montré que ces trois espèces contiennent aussi un « complément ». J'essayai donc, au point de vue de la toxicité, les œufs que je possédais. — Ces œufs, de *L. triangularis* et de *L. montana* sont du même ordre de grosseur que ceux de *Meta*. 20 œufs de la première espèce pèsent $3^{mgr},25$ et 20 de la seconde pèsent $4^{mgr},75$.

Pour *Linyphia montana*, j'injectai dans le péritoine de 5 souris blanches respectivement 2, 4, 6, 8 et 15 œufs. — La souris ayant reçu 6 œufs mourut en plus de trois jours mais d'après l'examen de la cavité abdominale, sa mort doit très probablement être attribuée à un accident d'inoculation. — Celle correspondant à 2 œufs resta indemne. — Celles ayant reçu 4 et 8 œufs ne manifestèrent qu'un peu de fatigue. — La dernière, ayant reçu 15 œufs, fut trouvée morte 15 heures environ après l'inoculation; les poumons étaient très congestionnés.

Les œufs de *L. montana* sont donc toxiques pour la Souris, moins toxiques cependant que les œufs de *Meta*.

En ce qui concerne *Linyphia triangularis*, l'abondance du matériel me permit de faire des expériences sur la Souris et sur le Lapin.

Voici un tableau des essais sur la Souris (injection intrapéritonéale) :

Sujet.	Nombre d'œufs.	Résultat.
Souris blanche de 20 gr.	10	Morte en 50 minutes.
» noire » 15 gr.	7,5	Morte en 45 minutes.
» blanche » 15 gr.	5	Morte en 45 minutes.
» blanche » 12 gr.	2,5	Morte en environ 2 h..

Mêmes troubles que ceux que nous avons toujours observés dans l'intoxication des souris : narcose et dyspnée.

La souris ayant reçu 10 œufs présente de la congestion intestinale, les autres rien.

Pour la Souris, les œufs de *L. triangularis* sont donc aussi toxiques, même plutôt plus toxiques que les œufs de *Meta*.

J'inoculai deux lapins (injection intraveineuse) : l'un reçut 75 œufs et l'autre 140. Je n'observai aucun trouble. — Des numérations de leucocytes faites dans les deux cas indiquèrent, comme on pouvait le prévoir, une diminution du nombre tout de suite après l'injection, puis une augmentation (maximum = 5/3 du nombre normal) avec retour progressif à la normale. Le maximum fut atteint plus rapidement qu'avec les œufs de *Meta*.

A des doses comparables aux doses mortelles d'œufs de *Meta*, les œufs de *Linyphia triangularis* sont donc inoffensifs pour le Lapin.

Cette innocuité pour le Lapin s'oppose à la toxicité que ces œufs possèdent à l'égard de la Souris.

CHAPITRE V

ESSAIS SUR LA TOXICITÉ DES ŒUFS DE TÉGÉNAIRE.

Les œufs de *Tegenaria atrica* C. Koch contiennent une hémolysine tout à fait différente de l'arachnolysine et qui doit être, jusqu'à nouvel ordre, classée parmi les hémolysines simples. Les œufs de *Tegenaria parietina* Fourcroy ne sont point hémolytiques.

J'ai étudié les propriétés toxiques de ces deux espèces.

§ 1. — Œufs de *Tegenaria atrica*.

Chaque œuf pèse de 1 mgr. à $1^{mgr},35$. Je fis d'abord des inoculations intraveineuses à des lapins (poids d'environ 2 kgr.) :

20 œufs. — A peine posé à terre, l'animal est saisi de convulsions. Mort au bout d'une minute avec un cri.

Rien à l'autopsie.

12 œufs. — Au bout de 6 minutes, l'animal se couche et les mouve-

ments asphyxiques de la face commencent. La mort survient doucement, sans convulsions.

Rien à l'autopsie, sinon que le sang se coagule rapidement.

5 œufs. — Après 5 minutes, l'animal se couche. Après 10, il se relève et court affolé ; il exécute des bonds désordonnés. Il baisse la tête et la relève brusquement comme s'il était pris de nausées ; parfois, ce mouvement de la tête s'achève en un bond formidable.

Après un de ces bonds, le lapin se couche et meurt sans grandes manifestations respiratoires.

Autopsie. — Poumons très congestionnés avec taches hémorragiques.

5 œufs. — Après 3 minutes, l'animal secoue la tête et se gratte le museau. Après 6 minutes, il se couche et manifeste de la fatigue et de l'inquiétude. A plusieurs reprises, pendant quelques heures, il se montre inquiet et agité avec un peu de polypnée. Toutefois, il mange normalement et se rétablit.

La dose mortelle est de 5 œufs, 2,5 par kgr. d'animal. Surtout si l'on considère que ces œufs sont plus gros que les œufs d'*Epeira diademata* (1 mgr. à $1^{mgr},35$ au lieu de 2/3 de mgr.), on voit que leur toxicité peut être évaluée comme plus faible.

Les phénomènes morbides sont très différents de ceux donnés par l'arachnolysine. Les troubles respiratoires semblent moindres. Par contre, il y a excitation violente des centres nerveux, surtout des centres moteurs. L'animal est agité jusqu'à faire des bonds désordonnés. A l'autopsie, on ne constate que de la congestion pulmonaire et peut-être une tendance plus grande du sang à la coagulation.

J'inoculai également des souris (injection intrapéritonéale).

Sujet.			Nombre d'œufs.	Résultat.
Souris	noire	de 19 gr.	1 œuf	Morte immédiatement.
»	Isabelle	» 20 gr.	1 »	Morte en 6 heures.
»	Isabelle	» 19 gr.	3/4 »	Morte en 6 heures.
»	Isabelle	» 18 gr.	1/2 »	Morte en 7 h. 1/2.
»	noire	» 20 gr.	1/3 »	Morte en 5 h. 1/2.
»	Isabelle	» 18 gr.	1/4 »	Rien.
»	Isabelle	» 16 gr.	1/8 »	Rien.

Comme pour toutes les souris que nous avons vues mourir intoxiquées, on observe ici encore une narcose progressive,

avec parésie et dyspnée. L'autopsie ne décèle rien, sauf parfois un peu de congestion pulmonaire et intestinale.

La dose mortelle est de 1/3 d'œuf; pour la Souris, en tenant compte du poids des œufs, la toxicité serait plutôt un peu plus grande que celle des œufs d'*Epeira diademata.*

Pour me rendre compte de l'action locale, j'inoculai une souris sous la peau du dos :

15 œufs sous la peau du dos d'une souris blanche.

Mêmes phénomènes que par injection intrapéritonéale et mort au bout de 8 heures.

Rien à l'autopsie. Aucun accident à la place de l'injection. On n'observe aucun effet local comparable à celui produit par les œufs d'Épeire ou de *Meta.*

Des essais d'intoxication furent faits avec des mâles :

La macération d'un mâle de 227 mgr. est injectée dans le péritoine d'une souris Isabelle de 28 gr. Rien.

La macération de 3 mâles de 235, 160 et 116 mgr. est injectée dans la veine d'un lapin. Rien.

Les macérations de mâles se montrèrent inoffensives, comme pour toutes les espèces essayées à ce point de vue.

§ 2. — Œufs de *Tegenaria parietina.*

1 œuf pèse environ 1^{mgr},9. Je fis les injections suivantes :

Nombre d'œufs.	Sujet.	Mode d'innoculation.	Résultat.
10	Souris Isabelle.	Intrapéritonéale.	Rien.
15	» blanche.	Sous-cutanée.	Rien.
20	Lapin.	Intraveineuse.	Rien.
60	»	»	Rien. — Meurt 7 jours après, amaigri, mais la mort doit être attribuée à d'autres causes qu'à l'intoxication.
70	»	»	Rien. — Le lapin engraisse.

Dans les conditions de ces essais, les œufs de *Tegenaria parietina* ne sont point toxiques.

Pour les œufs de Tégénaire, nous retrouvons donc le parallélisme entre la toxicité et le pouvoir hémolytique.

Les œufs de *T. parietina*, non hémolytiques, sont inoffensifs.

Ceux de *T. atrica*, hémolytiques, sont toxiques. Leur toxine, hémolytiquement différente de l'arachnolysine, présente aussi avec cette dernière des différences capitales au point de vue du processus de l'intoxication.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS SUR LES PROPRIÉTÉS TOXIQUES DES ŒUFS D'ARAIGNÉES.

Je puis réunir en quelques lignes les résultats partiels, un peu épars, de tous les chapitres précédents. Je prendrai constamment souci de rapprocher ces résultats des conclusions de mes recherches sur les propriétés hémolytiques des œufs d'Araignées, conclusions que je rappellerai brièvement.

1° — De même que l'*Epeira diademata* Clerck étudiée par Kobert, un certain nombre d'Araignées de nos régions contiennent, en dehors du venin des chélicères, des poisons capables, à petites doses, de tuer des animaux.

Des essais méthodiques faits sur l'*Epeira diademata* et de constantes vérifications nous permettent d'affirmer que le poison, lorsqu'il existe, est localisé dans les organes génitaux femelles mûrs de l'araignée. La conclusion est exactement celle que nous avions énoncée pour les hémolysines d'Araignées, notamment pour l'arachnolysine des Épeirides.

Cette certitude nous permet d'employer, comme dans le cas de l'hémolyse, les œufs seuls pour nos expériences.

2° — Les macérations d'œufs d'*Epeira diademata* Clerck, qui sont fortement hémolytiques (par leur arachnolysine), sont aussi fortement toxiques.

Chez le Lapin, en injections intraveineuses, elles produisent de la paralysie motrice progressive, avec phases d'excitation des centres nerveux moteurs. — La mort survient rapidement ou bien l'animal ne présente aucun trouble : pas d'intoxication tardive.

Chez la Souris, par injections intrapéritonéales, dyspnée et

narcose croissante jusqu'à la mort. Ce processus est d'ailleurs commun à toutes les intoxications que nous avons déterminées chez les souris au moyen d'œufs d'Araignées, quels qu'aient été les œufs toxiques employés.

Par injection sous-cutanée, effet local considérable : œdème et digestion des tissus. Il faut attribuer à cette action locale une importance beaucoup plus grande que ne l'avait fait Kobert.

Les œufs de deux autres Épeirides, *Epeira cornuta* Clerck et *Zilla X-notata* Clerck, qui contiennent de l'arachnolysine tout comme ceux de l'*Epeira diademata*, se montrent également analogues à ces derniers sous le rapport de la toxicité.

3° — Les macérations d'œufs d'Épeire chauffées modérément ou traitées par un acide perdent tout pouvoir hémolytique (sauf une action très faible sur quelques sangs exceptionnels). — Elles perdent dans les mêmes conditions complètement leur propriété toxique.

Une telle macération inactivée (« sensibilisatrice d'Épeire ») peut donner des mélanges fortement hémolytiques avec :

α) De la même macération intacte, mais diluée jusqu'à n'être plus active.

β) Des macérations de certains œufs (œufs « complémentaires ») qui ne sont, à proprement parler, pas hémolytiques (sauf faiblement pour quelques sangs exceptionnels). Les œufs de *Meta segmentata* Clerck (Épeiride) const tuent par exemple un « complément ».

La « sensibilisatrice d'Épeire » peut de même donner des mélanges très toxiques avec une macération d'œufs d'Épeire assez diluée pour n'être plus toxique ou avec une macération peu concentrée, non toxique par elle-même, d'œufs de *Meta segmentata*.

4° — Un certain nombre d'œufs d'Épeirides (appartenant aux genres *Meta*, *Mangora*, *Tetragnatha* et *Linyphia*) contiennent des « compléments ». Nous en avons étudié plusieurs au point de vue de la toxicité.

a) Les œufs de *Meta segmentata* Clerck sont très toxiques pour la Souris en injections intrapéritonéales.

Par injections intraveineuses, ils produisent chez le Lapin

une intoxication particulière avec mort tardive et brusque.

Ces œufs produisent une forte action locale, analogue à celle des œufs d'Épeire.

b) Les œufs de *Tetragnatha montana* E. Sim. ne sont pas toxiques pour la Souris en injections intrapéritonéales.

c) Les œufs de *Linyphia montana* Clerck et de *Linyphia triangularis* Clerck sont très toxiques pour la Souris en injections intrapéritonéales.

Ceux de *L. triangularis*, en injections intraveineuses, ne sont pas toxiques pour le Lapin (à des doses comparables aux doses mortelles d'œufs de *Meta*).

5° — Les œufs de *Tegenaria atrica* C. Koch (Agélénide) sont très hémolytiques. Leur hémolysine est d'ailleurs tout à fait distincte de l'arachnolysine des Épeires. — Ils sont également toxiques.

Ils sont très toxiques pour la Souris en injections intrapéritonéales.

Ils sont très toxiques pour le Lapin en injections intraveineuses. Leur action est nettement distincte de celle des œufs d'Épeire : les troubles respiratoires sont moindres et l'excitation motrice bien plus grande.

Ils n'ont point d'action locale.

Les œufs de *Tegenaria parietina* Fourcroy ne sont pas hémolytiques. Ils ne sont pas non plus toxiques, ni pour la Souris (injection intrapéritonéale), ni pour le Lapin (injection intraveineuse).

De tous ces résultats, nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

Pour tous les œufs directement hémolytiques (œufs à arachnolysine ou œufs de *Tegenaria*), il y a coïncidence parfaite et dans tous les détails entre les propriétés hémolytiques et les propriétés toxiques. Nous avons tout lieu de conclure, à l'encontre de Belonowski, à l'identité apparente des deux propriétés hémolytique et toxique pour les œufs d'Araignées.

Les œufs « complémentaires », dont le pouvoir hémolytique est nul ou insignifiant, présentent, au point de vue de la toxicité, une grande variété d'effets suivant les œufs et suivant le

sujet : cela peut aller (pour des doses du même ordre de grandeur) depuis l'innocuité absolue jusqu'à la forte toxicité.

Le fait que les œufs « complémentaires », non hémolytiques à proprement parler, sont toxiques, ne constitue pas une preuve en faveur d'une distinction à faire entre hémolysines et toxines générales. Nous avons vu, en effet, dans la partie consacrée à l'hémolyse, que, par toutes leurs propriétés, les « compléments » se rapprochent étroitement de l'arachnolysine.

Les essais que nous venons de rapporter nous prouvent que ces « compléments » sont, tout comme l'arachnolysine, de véritables toxines. Seulement ils ne s'attaquent pas directement aux hématies. — Cela n'est pas plus surprenant que de voir l'arachnolysine tuer le Cobaye tout en laissant ses globules indemnes ou de voir cette même arachnolysine hémolyser les globules de Bœuf et ne pas toucher à ceux de Cheval.

En ce qui concerne les œufs d'Araignées, tout se passe donc comme s'il y avait identité entre leurs hémolysines et leurs toxines générales. Si ce ne sont peut-être pas les mêmes substances qui produisent les phénomènes d'hémolyse et de toxicité, ce sont du moins des substances ayant un grand nombre de propriétés communes. — Telle est l'idée principale qui se dégage de nos recherches sur la toxicité des œufs d'Araignées.

Si nous en rapprochons nos résultats relatifs à l'hémolyse, cette troisième partie fait de plus ressortir quel est le caractère capricieux des réactions de toxicité ; j'entends aussi bien de cytotoxicité que de toxicité générale, cette dernière n'étant d'ailleurs, en réalité, qu'une somme de cytotoxicités.

Nous retrouvons, en effet, ici des différences capitales chez des espèces du même genre (*Tegenaria atrica* et *Tegenaria parietina*), alors qu'il n'y a véritablement pas lieu de supposer entre elles les différences chimiques fondamentales. Nous voyons ensuite des substances, les « compléments » dont le pouvoir hémolytique est nul ou presque, tandis que leurs propriétés toxiques peuvent être très fortes tout en étant d'ailleurs très diverses et très irrégulières.

Nous pouvons enfin faire une remarque, sans y attacher d'autre importance que celle d'une simple suggestion. Nous avons trouvé un certain nombre d'Araignées qui, en outre du

venin normal des chélicères, contiennent dans leurs ovules de grandes quantités de toxines. Or, toutes ces Araignées appartiennent à des familles autrefois classées parmi les « Araignées sédentaires » ; ce sont des animaux relativement peu actifs qui ne chassent pas leurs proies, mais en attendent la capture auprès de leurs toiles. Ce fait est en accord avec l'idée exprimée par Houssay (1) d'après laquelle les animaux fixés et sédentaires seraient des organismes plus intoxiqués que les autres.

(1) Voir notamment Houssay (07).

QUATRIÈME PARTIE

ÉTUDE DU VENIN DES CHÉLICÈRES D'ARAIGNÉES

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE.

§ 1. — Anatomie des glandes venimeuses.

A la dissection, les glandes venimeuses apparaissent comme deux petits sacs allongés, sortant de l'article basal des chélicères et s'étendant plus ou moins loin en arrière dans le céphalothorax. Elles sont de couleur blanchâtre, opalescentes et très réfringentes.

Nous pouvons donner une idée de leur structure en nous inspirant des descriptions de Vogt et Yung (94) (*Epeira diademata*) et de Bordas (05) (*Latrodectus 13-guttatus*). — Le sac glandulaire s'effile à l'avant en un canal ténu qui, traversant l'article terminal du chélicère, va s'ouvrir près de l'extrémité du crochet. La paroi du sac est formée, de l'extérieur vers l'intérieur, par une membrane conjonctive, une couche musculaire, une membrane basale et un épithélium glandulaire. La membrane conjonctive envoie, entre les faisceaux musculaires, des prolongements lamelleux qui vont rejoindre la basale. — La musculature est constituée par des faisceaux à fibres striées longitudinalement et transversalement; les fibres ont une disposition spiralée très caractéristique. Les cellules de l'épithélium glandulaire sont de forme irrégulière (Épeire) ou régulière (Latrodectus). Dans ce dernier cas, elles sont hautes, cylindriques et le contour interne de la couche est très sinueux. Le noyau est à la base, qui est granuleuse; la partie interne du protoplasme est claire.

Le canal est analogue, comme structure, à la glande, mais sa musculature est formée de fibres circulaires (Bordas) et de

quelques fibres spiralées (Vogt et Yung). Son endothélium est plat et clair.

D'après Bordas, la sécrétion a lieu par fonte cellulaire et il distingue des groupes de noyaux appartenant sans doute à des cellules de remplacement.

§ 2. — Essais expérimentaux.

Il existe, comme nous l'avons dit, sur le venin des chélicères d'Araignées, une littérature extrêmement abondante. La plus grande partie est relative à des observations, plus ou moins précises, de morsures. Ce sont là des faits qui ne touchent pas tout à fait directement aux sujets de mes recherches. De plus, la partie de ce travail exposant mes expériences sur le venin des chélicères est de beaucoup la plus courte et il importe de ne pas la faire précéder d'un historique disproportionné avec elle.

Mes recherches ayant un caractère strictement expérimental, je choisirai donc, dans la bibliographie, les travaux qui sont vraiment du même ordre qu'elles, ceux qui leur sont le plus directement comparables. Ces essais, de nature nettement expérimentale, sont de deux sortes : observations de morsures provoquées, faites dans de bonnes conditions, et expériences physiologiques proprement dites.

Pour les autres travaux, je renverrai au mémoire spécial de Kobert (01) qui contient un exposé historique considérable, à un chapitre d'un traité général du même auteur (06) et aux ouvrages et articles de von Fürth (03), de Faust (05), de H. Sachs (07), de Calmette (07) et de L. Frédéricq (10). On y trouvera surtout des faits relatifs aux morsures d'Araignées appartenant aux groupes qui ont, de tout temps, le plus intéressé les observateurs.

1° — Les Tarentules :

Lycosa Tarentula Rossi. — Tarentule italienne.

Lycosa (= *Trochosa*) *singoriensis* Laxmann. — Tarentule russe.

2° — Les Latrodectus :

Latrodectus 13-guttatus Rossi. — Forme typique de France, d'Italie et de Corse (Malmignate).

Avec ses variétés :

L. conglobatus C. Koch, d'Orient,

L. lugubris Motschusky = *L. Erebus* Aud. — Karakurte russe.

Latrodectus Menavodi Vins. (Madagascar).

Latrodectus formidabilis Fabr. = *L. mactans* Fabr. = *L. verecundus* Hentz (régions chaudes des deux Amériques).

Latrodectus curacavensis Müller (Curaçao).

Latrodectus Hasseltii Th. (Nouvelle-Zélande) et *Latrodectus scelio* Th. (Australie). — Katipos.

3° — Les Mygalides :

Theraphosa Blondii Latr. (Mygale de Leblond) et *Avicularia vestiara* de Geer, toutes deux araignées géantes de l'Amérique tropicale.

Nemesia cæmentaria Latr., de la France méridionale et d'Espagne.

Les expériences ont naturellement porté aussi sur ces Araignées, Tarentules, Latrodectus et Mygales, qui ont le plus préoccupé les naturalistes au point de vue de leur toxicité. On trouve, en outre, un petit nombre d'observations sur diverses espèces communes dans nos régions tempérées.

Expériences sur les Tarentules. — En 1683, un médecin de Naples, SANGUINETTI, se fait mordre au bras, devant témoins, par deux Tarentules venues d'Apulie. Sensation de piqûre de fourmi ; le lendemain, la place est un peu livide et il se forme une croûte (Cité par KOBERT).

BAGLIVI (mémoire de 1699) fait mordre un lapin à la lèvre supérieure par une Tarentule venue d'Apulie. Après deux heures, les deux lèvres sont enflées et noires. Respiration difficile ; l'animal reste couché sans mouvement. L'enflure gagne la tête, puis l'abdomen. Mort après cinq jours, l'animal n'ayant pris aucune nourriture et n'ayant plus bougé. A l'autopsie, on trouve de la congestion du cerveau qui présente çà et là des taches livides. Le sang est noir et coagulé dans les vaisseaux des poumons, du cœur et des autres viscères (Cité par KOBERT).

L'essai de SANGUINETTI est repris publiquement par SERRAO, médecin du roi de Naples, environ un siècle plus tard. Il fait mordre un homme par une Tarentule. Une tuméfaction de la main et des doigts et une assez forte démangeaison sont les seuls résultats (Cité par KOBERT.)

Pasquale Manno, de la terre d'Otrante, assure (1786) qu'il s'est soumis à la piqûre de la Tarentule. Il n'en ressentit autre chose qu'une torpeur douloureuse dans le bras mordu, torpeur qui se répandit dans le reste du corps, et une sorte de constriction à l'estomac (Cité par Ozanam [56]).

Kobert cite encore comme s'étant soumis à des morsures de la Tarentule italienne : L. Dufour, Josef Erker et Heinzel (1866) qui confirmèrent le peu de gravité de la morsure.

Kobert, ayant reçu de Crimée des exemplaires vivants de *Lycosa* (= *Trochosa*) *singoriensis* (Tarentule russe), ne peut réussir à obtenir qu'elles mordent. Nous avons vu qu'il fit avec cette espèce des macérations qu'il injecta à des chats sans aucun résultat.

Expériences sur les Latrodectus. — Toti (observations de 1786 à 1789) fait mordre quatre jours de suite une poule sous l'aile par une Malmignate. Chaque fois, accès convulsifs. L'animal se tient difficilement debout, boit fréquemment et s'enfle. Il guérit cependant en trois semaines. — Même résultat avec un coq. — Un pigeon est piqué dans le gosier et il s'ensuit des crises convulsives avec impossibilité de se mouvoir. Le corps s'enfle et la mort survint en huit jours. A l'autopsie : petites ulcérations de l'œsophage. — Des poussins mordus meurent en peu d'heures, avec une coloration livide de la peau.

Une chienne est mordue à la lèvre inférieure. Elle crie, s'agite et son cou s'enfle. L'animal guérit après être resté quelques jours sans se nourrir, fatigué et se tenant à peine debout.

Des chats, des chiens, des lapins, ingérèrent des Malmignates pulvérisées sans aucun trouble.

Toti lui-même fut mordu par 4 petites Malmignates fraîchement écloses. Sensation de piqûre de puce, petites pustules livides, mais aucun trouble général (Cité par Kobert)

Raikem (39) fait piquer un lapin par 4 Malmignates femelles et un mâle. Chaque araignée mord plusieurs minutes, quelques-unes à plusieurs reprises. Aux endroits mordus, deux points rouges. Pendant la piqûre, tremblements convulsifs des parties charnues sous-jacentes. Ni enflure, ni convulsions. A part un peu d'abattement, aucun symptôme. Le lendemain matin,

l'animal se meut à peine, mange peu et a souvent des convulsions. Il meurt la nuit suivante. — Un autre lapin piqué par une femelle ne ressent aucun trouble, ni local ni général.

Un autre lapin encore est piqué par une araignée irritée. Tache rouge avec au centre une pustule livide. Apparence de bonne santé. Cependant, peu à peu, fatigue, perte d'appétit, et la mort survient dans la nuit du cinquième au sixième jour, sans enflure ni convulsions.

Un pigeon piqué à l'abdomen par une araignée femelle est très abattu, ne peut presque pas se mouvoir et ne prend ni nourriture ni eau; il meurt après 26 heures. — Un autre, piqué dans les mêmes conditions, survit après une période de fatigue. Son corps s'enfle et, à la place de la piqûre, apparaît une tache livide. — Même tache bleuâtre à la piqûre qu'une araignée femelle inflige à un jeune chien. Le sujet souffre plusieurs jours de tremblements.

Rossi, Marmocchi et Graëlls (cités par Kobert) sont d'accord sur ce point que la Malmignate entoure sa proie de fils et la mord ensuite à un endroit vulnérable (notamment à l'articulation de la tête et du tronc). La victime est aussitôt immobilisée ou bien elle meurt en convulsions. — Toti (cité par Raikem) croit qu'elle suit les insectes, les assaille et sort victorieuse du combat. Raikem pense plutôt qu'elle agit de la première manière. Il a vu des Malmignates emmailloter des scorpions sans que ceux-ci, comme fascinés, fissent usage de leur dard.

Bordas (05) est piqué par un *Latrodectus 13-guttatus* à l'éminence thénar et à la face inférieure du poignet. Rougeur et légère tuméfaction sur 2 à 3 centimètres carrés. Au sommet de la tuméfaction, point dur et noirâtre. Gêne dans les mouvements des doigts, raideur dans les petites articulations, surtout au poignet. Engourdissement de la paume; démangeaison. Douleur lancinante disparaissant et faisant des réapparitions. Pas de phénomènes généraux. Cet état dure trois jours, puis tout disparaît peu à peu.

L'expérience répétée ne donna jamais que des effets locaux bénins.

La piqûre cause au contraire toujours, d'après Bordas, la mort des insectes. — Essais avec des mouches, des grillons, des

Locustes et des Staphylins. Immobilité, engourdissement, insensibilité et mort rapide.

Cette innocuité de la Malmignate vis-à-vis de l'Homme est confirmée par d'autres auteurs (cités par BORDAS : L. DUFOUR, H. LUCAS, EUG. SIMON).

Expériences sur les Mygales. — Dans la plupart des observations rapportées sur les Mygales, on voit le plus souvent la proie déchiquetée et dévorée par les araignées géantes, de telle façon qu'il est difficile de se rendre compte de l'action du venin.

KOBERT cite des expériences faites au moyen de Mygales sur de jeunes oiseaux et dues à BURMEISTER et à DOLESCHALL.

BERTKAU (70) donne le détail des essais de DOLESCHALL : un oiseau (Padda) adulte piqué par une Mygale (*M. javanensis* Walck.) meurt en 30 secondes avec des phénomènes tétaniques ; une autre araignée de la même espèce pique également dans le dos un oiseau (*Loxia oryzivora*) qui meurt en 17 secondes. — BERTKAU cite aussi deux essais de LUDEKING : 36 heures après sa capture, une Mygale (*M. Sumatrensis* Th.) pique un petit oiseau qui meurt en 8 secondes ; après dix jours de jeûne, la même araignée pique un poussin qui survit après quelques troubles.

C'est avec des Mygalides que furent effectués les essais les plus récents et les plus semblables aux miens par la technique employée. Ils sont dus à Mme PHISALIX (12-*a* et *b*) et relatifs à une grande Mygale de Haïti (*Phormictopus cancerides* Latr.) ainsi qu'à la Mygale de Corse (*Cteniza Sauvagesi* Rossi).

Le corps de la Mygale de Haïti mesurait 6 centimètres. Elle vécut parfaitement plusieurs mois en captivité. Les deux glandes venimeuses, extraites du corps, se présentent comme des cylindres de 8 mm. de longueur sur 4 mm. de diamètre. Broyées avec du sable dans de l'eau distillée, elles donnent un liquide un peu filant, incolore et légèrement alcalin.

1/5 de glande, injecté sous la peau du dos d'une souris, tue l'animal en 1 heure. D'abord douleur et agitation. Puis narcose, mouvements respiratoires ralentis et irréguliers, hypothermie. Avant la mort, petites contractions dans les pattes ; les mouvements du diaphragme s'espacent. Les oreillettes et les ventri-

cules du cœur battent inégalement au moment de la mort.

1/5 de glande tue un moineau en 46 heures (inoculation sous-cutanée). Mêmes phénomènes que pour la Souris, mais avec une évolution plus lente.

En somme, action narcotique, hypothermisante et paralysante de la respiration. Vers la fin, affaiblissement musculaire et cardiaque, paralysie, perte de la sensibilité et des réflexes.

Le corps des *Cteniza* de Corse mesure 25 mm. Ces araignées vivent très bien en captivité. Les glandes venimeuses sont très petites.

Mme PHISALIX fait piquer des animaux relativement grands pour éliminer les effets mécaniques de la morsure et de la succion, trop grands pour des insectes comme les mouches. Un jeune *Alytes obstetricans* ($0^{gr},50$) de métamorphose récente, est mordu dans le dos; après une phase d'excitation, l'animal entre dans une période de narcose. Il semble mort et sa peau prend une teinte agonique. Puis il se rétablit. — Une souris blanche de 13 gr. mise en présence d'une Mygale se défend si bien qu'elle menace de désarticuler complètement son adversaire. — Un lézard piqué ne ressent rien.

Des macérations de glandes de *Cteniza* sont injectées à des animaux. 2 glandes injectées dans le pectoral d'un très petit oiseau (*Munia punctulata*) le tuent en moins de 20 heures par arrêt de la respiration. On observe, après une excitation passagère, une période de narcose avec asthénie, respiration ralentie et irrégulière. A l'autopsie, on voit le pectoral très altéré. — Un autre petit oiseau (*Munia atricapilla*) inoculé de la même façon, présente les mêmes troubles, mais survit.

2 glandes injectées sous la peau d'une souris de 12 gr. produisent une narcose passagère mais de forts effets locaux. La peau devient suintante, les poils se détachent et il se fait une eschare. Ces effets, digestion des tissus et narcose, sont constants avec les petits Mammifères.

Le lézard qui avait résisté à la piqûre reçoit sous la peau les glandes de deux Mygales sans aucun trouble.

Expériences sur diverses Araignées de nos régions. — La plupart des observateurs sont d'accord, en ce qui concerne les

diverses espèces d'Araignées des régions tempérées, pour attribuer à leur venin une action très forte sur les petits Arthropodes et une action nulle ou relativement faible sur les animaux d'une certaine taille et sur l'Homme. Les observations sur soi-même et les expériences proprement dites sont peu nombreuses.

DUGÈS (36) se fait piquer au doigt par une araignée des caves (*Segestria perfida* Walck.) (1). La piqûre est marquée par deux points rouges. Douleur semblable à celle causée par l'ortie, pendant cinq à six minutes. Petite élévation blanchâtre près des deux piqûres; le pourtour est rouge et se gonfle un peu. En une heure et demie, tout disparaît.

BLACKWALL (55) fait un certain nombre d'observations sur la piqûre de diverses Araignées d'Angleterre. Sur l'Homme, les piqûres d'*Epeira diadema* Walck. (2) et d'*Epeira quadrata* Clerck sont tout à fait inoffensives. — L'auteur essaie de faire mordre des araignées les unes par les autres [*Tegenaria civilis* Walck. (3), *Segestria senoculata* L., *Ciniflo atrox* Walck. (4), *Epeira diadema* Walck. *Lycosa agretyca* Walck. (5), *Coelotes saxatilis* Blackw. (6)]: l'action du venin ne semble pas beaucoup plus forte que pour l'Homme. — BLACKWALL fait enfin piquer des insectes par des araignées (Insectes : Guêpe commune, Mouche domestique, *Musca Cæsar*, *Musca vomitaria*, *Tipula oleracea*, *Bombus terrestris*, *Acrida viridissima*. — Araignées: *Segestria senoculata* L., *Epeira diadema* Walck., *Epeira quadrata* Clerck, *Tegenaria civilis* Walck., *Agelena labyrinthica* Clerck). En même temps, il pique les mêmes insectes avec une aiguille effilée et il constate que la mort survient aussi vite ou plus vite dans le cas de lésion traumatique que dans le cas de morsure. L'araignée ne cause une mort plus rapide que si le contact, à la morsure, est prolongé : mais alors il y a effet de la succion. BLACKWALL nie donc à peu près complètement l'activité du venin de l'araignée.

BERTKAU (70) rapporte des observations sur des mouches

(1) = *Segestria florentina*, Rossi.
(2) = *Epeira diademata* Clerck.
(3) = *Tegenaria domestica* Clerck.
(4) = *Amaurobius fenestralis* Ström.
(5) = *Lycosa ruricola* de Geer.
(6) = *Coelotes atropos* Walck.

mordues par *Meta Merianæ* Scop., *Philoica* (= *Tegenaria*) *domestica* Clerck et *Amaurobius ferox* Walck.. Les mouches sont paralysées immédiatement, chancellent et meurent en 2-3 minutes. L'auteur se fait piquer au bout du doigt sans rien ressentir, mais, entre les doigts, la piqûre est douloureuse comme une piqûre de fourmi : la place s'enfle, la peau se tend autour. Après un quart d'heure, cela dégénère en démangeaison, mais la place reste douloureuse au contact pendant un jour. L'effet est moins fort quand le temps est orageux, humide et frais. La captivité diminue aussi l'intensité d'action de la piqûre (rappel de l'observation de LUDEKING sur les Mygales). BERTKAU pense que les araignées de BLACKWALL devaient être dans les conditions défavorables signalées, d'où l'effet relativement faible produit sur les insectes mordus.

FOREL (76) constate, avec *Chiracanthium nutrix* Walck. (1), que le venin perd de son efficacité au cours des morsures successives. Un gros insecte, piqué par un *Chiracanthium* ayant déjà mordu une ou deux fois ailleurs, peut se remettre après être resté un instant abasourdi. — FOREL est mordu au doigt par un *Chiracanthium nutrix*. La douleur s'étend dans la main, le bras et surtout le coude. Après une minute, sueur froide ; on doit le ramener à la maison. Pas d'enflure. Le malaise et la douleur se dissipent, la place piquée reste encore un peu sensible. — Dans tous les cas, l'effet pour le *Chiracanthium* est le même : foudroyant et de courte durée ; le mâle est moins venimeux que la femelle.

BERTKAU (91) lui aussi se fait piquer au doigt par le *Chiracanthium nutrix* Walck.. Il se fait piquer trois fois. La douleur est une forte brûlure qui s'étend presque instantanément au bras et à la poitrine : maxima à l'endroit piqué et au creux axillaire. A part un court frisson qui survient à deux reprises, aucun symptôme affectant l'état général. La douleur disparaît, la place reste sensible à la pression et tout se termine par une démangeaison. Les douleurs et la démangeaison reviennent spontanément à la place de la première piqûre lors d'une deuxième morsure, quelques jours après, et cette fois durent une

(1) = *Chiracanthium punctorium* Villers.

quinzaine de jours; il y a suppuration. — Les suites immédiates de la piqûre sont une légère enflure et une rougeur diffuse. La blessure même causée par les crochets est bleuâtre; dans un seul cas, il y eut un peu de sang. — BERTKAU considère que la douleur causée par le *Chiracanthium* surpasse de beaucoup celle causée par toutes les autres espèces qui le piquèrent.

En ce qui concerne particulièrement l'*Epeira diadema* Walck. dont nous aurons beaucoup à nous occuper, KOBERT reconnaît que l'on a toujours considéré sa morsure comme inoffensive; il pense toutefois qu'il y a lieu de tenir pour suspecte une espèce qui a des parents aussi mauvais que l'*Epeira* (= *Argiope*) *lobata* Pallas et l'*Epeira fasciata* Walck. (1) (d'après O. FINSCH et SZCZESNOWICZ).

Les connaissances chimiques sur le venin des chélicères sont extrêmement rudimentaires et fort peu précises.

La sécrétion est claire, de consistance oléagineuse, de goût amer (FAUST). Sa réaction est donnée comme acide (BLACKWALL), comme neutre (KLINGER, cité par KOBERT) ou comme légèrement alcaline (Mme PHISALIX). Elle se coagule par l'alcool (BORDAS). Les propriétés généralement données (d'après KOBERT surtout) comme celles du venin sont en réalité les propriétés de toxines contenues dans les macérations d'araignées entières.

L'impression que nous pouvons retirer de l'examen de tous ces essais, parfois contradictoires, est que le venin des chélicères d'Araignées peut être considéré comme actif sur de petits animaux, très actif surtout sur de petits Arthropodes, tandis que son activité sur l'Homme semble bien être nulle pour la plupart des espèces et faible pour quelques-unes d'entre elles.

CHAPITRE II

EXPÉRIENCES PERSONNELLES SUR LE VENIN DES CHÉLICÈRES.

Mes expériences sur le venin des chélicères sont moins nombreuses et surtout moins suivies que celles faites avec

(1) = *Argiope Bruennichi* Scop.

les toxines d'œufs. Un grand nombre d'entre elles datent d'ailleurs du moment où j'abordais la question de la toxicité des Araignées et où je ne m'étais pas encore particulièrement attaché à l'un des aspects de la question.

Les résultats que j'ai obtenus sont cependant assez précis et assez nouveaux pour que je les expose ici en quelques pages. Je chercherai surtout à voir si l'on peut, au moyen de ces résultats, établir un rapport quelconque entre le venin des chélicères et les toxines des œufs.

§ 1. — Mode opératoire.

J'utilisai uniquement des Araignées très communes :

Des Épeirides : *Epeira diademata* Clerck, *Epeira cornuta*, Clerck, *Zilla X-notata* Clerck.

Des Agélénides : *Tegenaria atrica* C. Koch. et *Tegenaria parietina* Fourcroy.

Un Dictynide : *Amaurobius ferox* Walck..

Je dois dire tout de suite que les résultats donnés par ces diverses espèces furent, qualitativement, absolument identiques. Dans la répartition des résultats en divers paragraphes, je ne tiendrai donc compte que secondairement de l'espèce utilisée.

Je vis également que les quelques mâles que je pus me procurer furent tout aussi venimeux que les femelles et que, pour les espèces que je pouvais avoir toute l'année, la saison n'influait nullement. Je reviendrai d'ailleurs sur ces points.

Qu'il s'agît d'hémolyse ou de toxicité, le venin était toujours préparé de la même façon, par broyage des glandes.

Je séparais d'un coup de ciseaux rapide le céphalothorax de l'abdomen et, par des piqûres d'épingle dirigées vers le centre de ce céphalothorax, je m'efforçais d'effacer le plus rapidement possible les dernières traces de vitalité. J'évitais ainsi toute perte de venin qui aurait pu se produire par contraction de la paroi des glandes, si l'araignée s'était débattue et défendue.

Ayant épinglé le céphalothorax sur un liège, sous la loupe binoculaire, je l'ouvrais d'arrière en avant et je voyais bientôt apparaître, distendues par le venin, les deux glandes cherchées. Saisissant doucement l'une d'entre elles entre les mors d'une pince fine, j'opérais une légère traction. La glande venait toujours avec tout son canal excréteur ; pas une parcelle de venin ne s'échappait.

Plaçant les glandes ainsi extraites dans un petit mortier de cristal, je perforais leur paroi de façon à laisser s'écouler le venin et je dilacérais ensuite cette paroi avec des aiguilles. J'arrosais le tout d'une petite quantité d'eau distillée ou d'eau physiologique. Après décantation à la pipette effilée, le liquide était prêt à être employé. Toutes les opérations étaient bien entendu faites aseptiquement.

Il est difficile d'évaluer exactement la quantité de venin recueillie. Les quantités mises en œuvre ayant toujours été extrêmement petites, la dessiccation rapide rendait toute pesée illusoire. On peut simplement avoir un ordre de grandeur en donnant par quelques exemples les dimensions des glandes.

Une glande venimeuse d'Araignée a à peu près la forme d'un cylindre, arrondi à l'extrémité antérieure et effilé à l'extrémité postérieure. — On peut avoir une limite supérieure de la quantité de venin contenue, en assimilant la glande à un cylindre et en négligeant l'épaisseur des parois.

Espèce et longueur de l'araignée.	Longueur des glandes.	Diamètre maximum des glandes.	Limite supérieure de la quantité de venin.
Tegenaria atrica-18 mm	3 mm.	1 mm.	$2^{mmc}1/3$
	4 mm.	3/4 mm.	$1^{mmc}1/3$
Epeira diademata-14 mm. envir.	$3^{mm},1/3$	2/3 mm.	$1^{mmc}1/6$
	$3^{mm},1/3$	2/3 mm.	$1^{mmc}1/6$
Epeira diademata-$12^{mm},5$	$2^{mm},5$	$0^{mm},5$	1/2 mmc.
	2 mm.	$0^{mm},5$	2/5 mmc.
Epeira diademata-10 mm	1 mm.	$0^{mm},5$	1/5 mmc.
	1 mm.	$0^{mm},5$	1/5 mmc.
Amaurobius ferox-12 mm	$2^{mm},5$	$0^{mm},5$	1/2 mmc.
	3 mm.	$0^{mm},6$	4/5 mmc.

Pour des individus de la même espèce et de la même longueur, on trouve d'ailleurs de très grandes différences dans la

taille des glandes. — Cependant, dans les grandes lignes, la taille des glandes est en rapport avec celle des individus et diminue très rapidement avec elle.

On voit aussi qu'une araignée, même de très grande taille comme la Tégénaire ci-dessus, ne fournit en somme qu'un très petit volume de venin.

Quand je parlerai du « venin d'une araignée », je voudrai toujours désigner la macération de ses deux glandes venimeuses gonflées de venin, crevées et dilacérées dans de l'eau distillée ou salée.

Je réunirai dans un premier groupe tous les essais hémolytiques faits avec le venin des chélicères.

§ 2. — Essais hémolytiques.

Je pris comme réactifs des globules de Cobaye (réfractaires à l'action des toxines d'œufs) et surtout des globules de Bœuf (sensibles).

J'essayai l'action directe du venin, mais souvent, après constatation d'un résultat négatif, j'ajoutai divers adjuvants présumés.

1° — *Epeira diademata.* — 3 femelles (long. : 13 mm., 10 mm., 10 mm.).

Venin total des deux premières et 1/2 du venin de la troisième dans quelques gouttes d'eau distillée. Ajouté 7 cc. d'une émulsion légère de globules de Cobaye. — Rien.

2° — *Epeira diademata.* — 3 femelles (12 mm., 11 mm., 10 mm.).

1/2 de leur venin dans quelques gouttes d'eau distillée. Ajouté 2 cc. d'émulsion de globules de Cobaye à 2,5 p. 100. — Rien.

3° — *Tegenaria atrica.* — Une femelle de 14 mm.

Venin total dans 1 cc. d'eau salée. Ajouté 8 cc. d'émulsion de globules de Bœuf à 1 p. 100. — Rien.

4° — *Tegenaria atrica.* — Une femelle de 18^{mm},5.

Venin total dans 1/2 centimètre cube d'eau salée. Ajouté 1/2 centimètre cube de lécithine à 1/5000. Mis 1 centimètre cube d'émulsion de globules de Bœuf à 5 p. 100. Rien.

5° — *Epeira diademata.* — 2 femelles de 12^{mm},5 et 11^{mm},5.

Venin total dans 1/2 cc. d'eau salée. Ajouté 1/2 cc. de lécithine à 1/5000. Mis 1 cc. d'émulsion de globules de Bœuf à 5 p. 100. Rien.

6° — *Epeira diademata.* — 3 femelles (11^{mm},5, 10^{mm},5, 10 mm.).

Venin total dans 1 cc. d'eau salée. Mis 1 cc. d'émulsion de globules de Bœuf à 5 p. 100. — Rien après 12 heures.

Ajouté 1/2 cc. de lécithine à 1/5000. — Rien.

7° — *Epeira diademata*. — 2 femelles (13 millimètres, 13 mm.).

Venin total dans 1/2 cc. d'eau salée. Ajouté 1 cc. de globules de Bœuf à 5 p. 100. — Rien.

Ajouté ensuite 1/2 cc. d'eau salée contenant 10 œufs de *Meta segmentata* (œufs « complémentaires »). — Rien.

Je n'ai donc pu déceler aucune propriété hémolytique dans le venin des deux espèces étudiées, ni action directe, ni action indirecte (avec un adjuvant).

Trop peu nombreux pour donner lieu à une conclusion générale, ces quelques résultats, tous négatifs, obtenus avec deux espèces dont les œufs sont fortement hémolytiques, méritent cependant d'être retenus.

Ils tendraient plutôt à la négation d'un rapport entre le venin des chélicères et les toxines des œufs.

§ 3. — Essais de toxicité.

A. — Essais divers d'intoxication.

Je parlerai d'abord des expériences faites sur le Lapin par injection intraveineuse. Ces expériences sont, en effet, les plus directement comparables aux essais exécutés avec des toxines d'œufs.

Je réunis 6 individus de *Tegenaria atrica* (longueur et sexe : 13^{mm} ♀, 12^{mm} ♀, 12^{mm} ♀, 10^{mm} ♂, 10^{mm} ♂, 9^{mm} ♀).

Tout leur venin est mis à macérer dans quelques gouttes d'eau distillée. — J'ajoute de l'eau physiologique et j'injecte le tout (1 cc. environ) dans la veine marginale de l'oreille d'un lapin. — Rien.

Essai identique avec 6 individus d'*Epeira diademata*, tous ♀ (longueur : 12 mm., 11 mm., 11 mm., 10 mm., 10 mm., 10 mm.).

Une des glandes de la 2e et toutes les glandes des 5 autres sont macérées et le liquide est injecté dans la veine d'un lapin. — Rien.

Le venin de 6 Tégénaires ou de 6 Épeires ne produit donc rien dans ces conditions.

Pour voir s'il y avait une forte action locale, je fis des injections sous-cutanées à une souris et à une grenouille :

3 ♀ de *Tegenaria atrica* (longueur : 15 mm., 13 mm., 13 mm.).
Broyé leurs glandes venimeuses avec du sable. Décanté et injecté sous la peau du dos d'une souris blanche. Une demi-heure après, la souris se lèche un peu à la place piquée. — Rien d'autre.

4 ♀ de *Tegenaria parietina* (longueur : 9 mm., 9 mm., 8 mm., 8 mm.).
Macéré tout le venin dans quelques gouttes d'eau distillée. Ajouté de l'eau physiologique ; en tout 3/4 cc..
Injecté sous la peau du dos d'une grenouille. Rien.

En somme, je n'ai rien observé qu'un léger signe de gène, peut-être locale, chez la souris. Peut-être encore n'était-elle due qu'à la piqûre.

Pensant que les animaux essayés jusqu'ici étaient trop gros, je pris comme sujets des têtards de Crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans* Laur.).

9 ♀ d'*Epeira cornuta* (longueur : 13 mm., 12 mm., 11 mm., 11 mm., 11 mm., 10 mm., 10 mm., 9 mm., 8 mm.).
Broyé tout le venin avec du sable dans quelques gouttes d'eau distillée.
Pris 8 têtards ayant déjà les pattes postérieures formées et injecté à chacun 1/18 du total. L'injection est faite avec une pipette effilée, sous la peau du flanc, à la naissance de la queue.
Injecté également 1/9 du total à un têtard plus gros.
Après l'injection, deux des petits ont une nage particulière, avec de grands coups de queue saccadés, rappelant un peu la nage des larves de Chironome. Cette particularité disparaît et tous restent bien portants.

2 ♀ de *Tegenaria atrica* (longueur : 17 millimètres et 14 millimètres).
Broyé tout le venin dans quelques gouttes d'eau distillée. Injecté 1/3 et 1/3 à 2 têtards dont les pattes commencent à apparaître.
Immédiatement, ils nagent en tournant autour de leur grand axe et s'engourdissent. Si on les touche, ils ont des tressaillements de la queue.
1/2 heure après la piqûre, ils ne réagissent plus que très faiblement.
1 heure après, ils sont morts.
Lavé le résidu du broyage avec un peu d'eau distillée et injecté à 5 têtards (à chacun 1/10 du lavage). L'un reste normal, les autres pré-

sentent des troubles de la nage (nage à coups saccadés ou nage rotative). Ils s'engourdissent ensuite tous. Le lendemain, ils sont guéris et survivent.

6 témoins à l'eau distillée pure restent normaux.

A faible dose, nous observons donc sur les têtards des troubles moteurs. — A forte dose, engourdissement et mort.

Le venin des chélicères est donc toxique pour de très petits Vertébrés comme des têtards. Environ 1/15 du venin d'une forte Tégénaire produit des troubles. 2/3 du venin sont rapidement mortels.

Je voulus surtout essayer l'action du venin des chélicères sur des Arthropodes. — Les proies habituelles des Araignées sont, en effet, surtout de petits Arthropodes, principalement des Insectes, et les observations les plus fréquentes que l'on ait faites sur la toxicité des Araignées sont relatives à la mise à mort, par morsure, des proies capturées.

J'essayai donc d'inoculer des insectes relativement gros, comme des Blattes ou des Hannetons. L'injection était faite avec une pipette très effilée, entre deux anneaux de l'abdomen. S'il est vrai que les animaux intoxiqués moururent plus vite que les témoins inoculés à l'eau pure ou à l'eau salée, le nombre de ces derniers qui succombèrent fut néanmoins trop grand et les résultats observés furent trop irréguliers pour que je tienne compte de ces essais.

Une expérience faite sur un scorpion (*Buthus europæus* L.) ne fut pas plus démonstrative.

J'eus alors l'idée de prendre un Arthropode relativement grand, auquel l'injection pourrait être faite sans traumatisme appréciable et qui posséderait une quantité de sang suffisante pour que la masse injectée devienne négligeable vis-à-vis d'elle. Je choisis l'Écrevisse, sujet relativement robuste et facile à conserver dans de bonnes conditions.

B. — Essais d'intoxication sur l'Écrevisse.

J'opérai sur les deux espèces communes dans nos marchés : le plus souvent sur *Astacus fluviatilis* Fabr., parfois sur *Astacus*

leptodactylus Esch. Les sujets mesuraient en moyenne 8-9 cm. du rostre à l'anus et pesaient une trentaine de grammes.

L'inoculation avait lieu à l'articulation située entre la hanche et le fémur. Je perçais la membrane articulaire avec la pipette effilée et, en soufflant doucement, j'injectais le liquide. En retirant la pipette, je n'observais aucune perte de substance. Je choisis toujours la quatrième patte ambulatoire afin de ne risquer de léser aucun des appareils génitaux.

Des témoins inoculés à l'eau pure ou à l'eau salée me démontrèrent l'innocuité parfaite de ces liquides, à des doses deux et trois fois plus fortes que celles que j'injectais habituellement.

J'obtins des effets d'une grande régularité et si comparables que je pus faire des essais très suivis. — Voici deux exemples d'expériences :

Les glandes venimeuses d'une femelle de *Tegenaria parietina* (longueur : 12 mm.) sont broyées dans quelques gouttes d'eau distillée.

La moitié de la macération est injectée à une écrevisse (longueur : 8cm1/2, poids : 25 gr.) à l'articulation coxo-fémorale de la quatrième patte ambulatoire.

Presque aussitôt l'écrevisse est atteinte de parésie totale : aucun mouvement locomoteur spontané. Si on la tient à la main, les pattes pendent inertes.

Après 20 minutes, on ne perçoit plus que quelques mouvements spontanés des pièces buccales. Si l'on pince la queue, faible réaction. Si l'on place le doigt dans une pince, l'animal serre très faiblement.

Après 35 minutes, la queue ne réagit plus, la pince encore un peu.

Après 1 h. 50, mort.

Même expérience avec la totalité du venin d'une ♀ d'*Epeira diademata* (longueur : 12 mm.). — Sujet : écrevisse (longueur : 8cm,1/2, poids 28 gr.).

Après dix minutes, l'animal est très affaibli ; quand on le prend à la main, les pinces pendent.

Après 1 h. 20, affaiblissement considérable. Plus que quelques faibles mouvements spontanés. Les réflexes de la queue et de la pince subsistent.

Après 2 heures, plus de réflexes. Comme signes de vie, plus rien que quelques faibles mouvements buccaux.

Le lendemain, l'écrevisse est trouvée morte.

On observe, dans ces deux cas, une paralysie motrice progressive, d'abord des mouvements volontaires, puis de tous les mouvements. Ce processus aboutit à la mort.

Mes essais ayant été très nombreux, je les rassemblerai, y compris les deux précédents, dans les tableaux qui suivent. — J'employai le venin de deux Agélénides : *Tegenaria atrica* C. Koch et *Tegenaria parietina* Fourcroy, de deux Épeirides : *Epeira diademata* Clerck et *Zilla X-notata* Clerck, d'un Dictynide : *Amaurobius ferox* Walck..

L'indication : « Meurt » signifie dans les tableaux que l'écrevisse succombe dans des conditions analogues à celles des exemples précédents : apparition rapide de la paralysie et exitus en quelques heures, un jour au plus.

Comme indications de la quantité de venin, je donnerai la longueur des araignées employées et la fraction utilisée de leur venin total. « 1/n de p » signifiera 1/n du venin total de p araignées.

TEGENARIA ATRICA

N°	Quantité de venin (1/n du venin total de p araignées).	Longueur et sexe des araignées.		Résultat de l'injection du venin à l'Écrevisse.
1	Total de 3	15 mm.	♀	Meurt en 1/2 heure.
		15 mm.	♀	
		10 mm.	♀	
2	Total de 2	15 mm.	♀	Meurt en 5 minutes.
		13 mm.	♀	
3	1/4 de 4	18 mm.	♀	Meurt en 2 jours.
		13 mm.	♀	
		12 mm.	♀	
		11 mm.	♀	
4	1/2 de 2	14 mm.	♀	Meurt.
		12 mm.	♀	
5	1/2 de 2	14 mm.	♀	Meurt.
		12 mm.	♀	
6	1/2 de 2	12 mm.	♀	Meurt.
		12 mm.	♀	
7	1/3 de 2	11 mm.	♀	Meurt.
		11 mm.	♀	
8	1 glande de 1	18 mm.	♀	Survit 2 jours sans troubles.
9	1/2 de 1	17 mm.	♀	Meurt.
10	1/2 de 1	16 mm.	♀	Meurt.
11	1/2 de 1	13 mm.	♀	Meurt.
12	1/2 de 1	10 mm.	♀	Meurt en 1 jour.
13	1/2 de 1	10 mm.	♀	Meurt en 2 jours.
14	1/2 de 1	10 mm.	♀	Survit 9 jours sans troubles.
15	1/3 de 1	18 mm.	♀	Meurt.

TEGENARIA PARIETINA

N°	Quantité de venin (1/n du venin total de p araignées).	Longueur et sexe des araignées.	Résultat de l'injection du venin à l'Écrevisse.
1	1/2 de 3.........	14 mm. ♂	Meurt.
		8 mm. ♀	
		8 mm. ♀	
2	1/2 de 2.........	13 mm. ♀	Meurt.
		10 mm. ♀	
3	Total de 1........	15 mm. ♀	Meurt.
4	1/3 de 2.........	10 mm. ♀	Meurt.
		8 mm. ♀	
5	1/2 de 1.........	15 mm. ♂	Meurt.
6	1/2 de 1.........	13 mm. ♀	Meurt.
7	1/2 de 1.........	12 mm. ♀	Meurt.
8	1/3 de 1.........	15 mm. ♀	Meurt.
9	1/4 de 1.........	13 mm. ♀	Survit affaiblie.
10	1/8 de 1.........	13 mm. ♀	Survit après un fort malaise.
11	1/8 de 1.........	13 mm. ♀	Meurt en 3 jours (affaiblissement rapide).

EPEIRA DIADEMATA

N°	Quantité de venin (1/n du venin total de p araignées).	Longueur et sexe des araignées.	Résultat de l'injection du venin à l'Écrevisse.
1	Total de 2.......	12 mm. ♀	Meurt.
		11 mm. ♀	
2	1/2 de 2.........	15 mm. ♀	Meurt.
		10 mm. ♀	
3	1/2 de 2.........	14 mm. ♀	Meurt.
		11 mm. ♀	
4	1/2 de 2.........	13 mm. ♀	Meurt.
		12 mm. ♀	
5	1/2 de 2	13 mm. ♀	Meurt.
		10 mm. ♀	
6	Total de 1.......	16 mm. ♀	Meurt.
7	Total de 1.......	13 mm. ♀	Survit après malaise passager.
8	Total de 1.......	12 mm. ♀	Meurt.
9	Total de 1.......	12 mm. ♀	Meurt.
10	Total de 1.......	11 mm. ♀	Meurt.
11	1/2 de 1.........	13 mm. ♀	Meurt.
12	1/2 de 1..........	13 mm. ♀	Meurt.
13	1 glande de 1....	13 mm. ♀	Meurt.
14	1/2 de 1.	12 mm. ♀	Meurt.
15	1/2 de 1.........	12 mm. ♀	Survit. Affaiblissement passager.
16	1/2 de 1.........	12 mm. ♀	Meurt.
17	1/2 de 1.........	12 mm. ♀	Meurt.
18	1/2 de 1....... .	12 mm. ♀	Survit sans troubles.

N°	Quantité de venin (1/n du venin total de p araignées).	Longueur et sexe des araignées.	Résultat de l'injection du venin à l'Écrevisse.
19	1 glande de 1....	12 mm. ♀	Meurt.
20	1 glande de 1....	12 mm. ♀	Meurt.
21	1/2 de 1.........	11 mm. ♀	Meurt.
22	1/2 de 1.........	11 mm. ♀	Survit 3 jours après un malaise passager.
23	1/2 de 1........	10 mm. ♀	Survit. Affaiblissement très passager.
24	1/3 de 1........	14 mm. ♀	Meurt.
25	1/3 de 1........	12 mm. ♀	Survit. Malaise très passager.

ZILLA X-NOTATA

N°	Quantité de venin.	Longueur et sexe des araignées.	Résultat de l'injection du venin à l'Écrevisse.
1	Total de 2........	9 mm. ♀ 8 mm. ♀	Meurt en 1 h. 1/2.
2	1/2 de 3.........	10 mm. ♀ 9 mm. ♀ 9 mm. ♀	Meurt en moins de 12 heures.

AMAUROBIUS FEROX

N°	Quantité de venin.	Longueur et sexe des araignées.	Résultat de l'injection du venin à l'Écrevisse.
1	Total de 1........	11 mm. ♀	Meurt en moins de 12 heures
2	Total de 1........	12 mm. ♂	Affaiblissement très intense pendant 4 jours. Se ranime peu à peu et survit paralysée.

Dans le plus grand nombre des cas, l'écrevisse mourut en quelques heures avec paralysie progressive, comme dans les exemples donnés en détail. — Parfois la mort fut extrêmement rapide. — D'autres fois, elle fut au contraire très lente : la paralysie apparaissait alors plus lentement et la mort ne survenait qu'au bout de deux ou trois jours.

On peut attribuer les cas de survie, suivant les cas, soit à la vigueur du sujet, soit à l'insuffisance de la dose de poison. — Dans ces cas de survie, l'animal ne présentait quelquefois aucune espèce de troubles. Dans d'autres expériences, l'écrevisse était frappée de paralysie tout comme dans les cas mortels, mais, quelques heures après, on voyait les mouvements renaître peu à peu et le sujet revenait à l'état normal.

Dans deux cas, l'écrevisse survécut très affaiblie, avec des phénomènes paralytiques résiduels.

Le processus est toujours le même : paralysie progressive, mais nous le trouvons à des degrés divers, depuis l'absence de tout trouble jusqu'à la mort rapide, en passant par le malaise passager, la paralysie permanente et la paralysie s'aggravant lentement jusqu'à la mort.

L'évaluation de la dose mortelle minima est assez illusoire. Nous pouvons cependant la situer à peu près à :

1/3 du venin total d'une Tégénaire moyenne (14-15 mm.).

1/2 du venin total d'une Épeire diadème moyenne (12-13 mm.).

Nous avons vu que ces doses peuvent correspondre, en comptant très largement, au plus à une quantité de venin liquide comprise entre 1/2 mm^3 et 1 mm^3.

Ces venins sont donc très toxiques pour l'Écrevisse.

Les expériences n° 5 du tableau relatif à *Tegenaria parietina* et n° 2 du tableau relatif à *Amaurobius ferox* nous montrent que le venin des mâles a les mêmes propriétés que celui des femelles.

La moitié du venin total de la Tégénaire ♂ produisit une paralysie immédiate avec mort 2 h. 3/4 après.

Le venin total de l'*Amaurobius* ♂ produisit une paralysie immédiate. L'écrevisse resta 4 jours en ne présentant que quelques rares mouvements volontaires, puis son état s'améliora un peu. Cependant la paralysie persista pour une grande part et, douze jours après, l'animal ne pouvait encore pas se retourner seul quand on le plaçait sur le dos.

Il peut sembler étonnant de voir une écrevisse succomber à l'injection du venin d'une femelle d'*Amaurobius* de 11 mm. et survivre, malade il est vrai, à l'injection de celui d'un mâle de 12 mm.

L'explication nous est donnée par la mesure des glandes venimeuses :

♀	Long. :	$2^{mm},5$ 3 mm.	Diamètre :	$0^{mm},5$ $0^{mm},6$	Volume maximum :	1/2 mmc. 4/5 mmc.
♂	Long. :	$2^{mm},25$ $2^{mm},5$	Diamètre :	$0^{mm},5$ $0^{mm},4$	Volume maximum :	$0^{mmc},45$ 1/3 mmc.

Il n'y a pas là différence de qualité, il n'y a qu'une différence de quantité. — Le venin du mâle est identique à celui de la femelle. La quantité était seulement insuffisante pour produire la mort et les phénomènes d'intoxication, d'abord identiques à ceux produits par le venin de la femelle, n'ont abouti qu'à une paralysie chronique.

Ayant pu me procurer des Tégénaires toute l'année, je pus constater que la saison n'influait nullement sur la toxicité du venin de leurs chélicères. — Elle est la même, par exemple, en juin et en février.

Il faut noter comme un point très important que les glandes venimeuses de *Tegenaria parietina* contiennent un venin aussi actif que celui des autres espèces alors que ses œufs ne contiennent aucune toxine.

L'Écrevisse étant un sujet commode, donnant des résultats tout à fait comparables, c'est sur cet animal que je fis la plupart des expériences concernant le venin des chélicères ; notamment celles relatives à l'action de divers agents physiques.

Étude de quelques actions physiques sur le venin des chélicères. — Le venin résiste parfaitement à la dessiccation. J'ai pu conserver quelques jours des glandes desséchées sur lame et constater que leur macération avait les mêmes propriétés que la macération de glandes fraîches.

J'étudiai l'action de la chaleur :

Le venin de 4 femelles de *Tegenaria atrica* (longueur : 12 mm., 11 mm., 11 mm., 11 mm.) est macéré dans quelques gouttes d'eau distillée et enfermé dans un tube scellé que je plonge 5 minutes dans l'eau bouillante. Je l'injecte ensuite à une écrevisse qui n'en souffre nullement.

Dans une autre expérience, je divise en 4 portions égales le venin de 4 *Tegenaria atrica* ♀ (longueur : 18 mm., 13 mm., 12 mm., 11 mm.) et je porte ces portions à diverses températures.

Une est maintenue à 15°.

Une est portée 40 minutes à 52°.

Une est portée 40 minutes à 70°.

Une est portée 15 minutes à 100°.

J'injecte ces divers liquides à des écrevisses de même taill . Toutes survi ent, la dose de venin étant probablement trop faible. Mais tandis

que les deux premières présentent de façon identique des phénomènes passagers de paralysie, les deux autres ne souffrent nullement.

Le venin est donc détruit par la chaleur, vers la température de coagulation des albuminoïdes.

Je voulus voir si le venin était sensible à l'action des rayons ultra-violets.

Le venin de 2 *Epeira diademata* ♀ (longueur : 14 mm. et 11 mm.) est macéré dans de l'eau distillée. La moitié reste intacte, l'autre est irradiée 5 minutes, par une lampe à mercure, à petite distance. Les deux ont une action identique sur des écrevisses (mort avec processus normal.)

Même essai. Venin de 2 *Epeira diademata* ♀ (longueur : 13 mm. et 10 mm.). Irradiation de la moitié du venin pendant 1 heure. Aucune atténuation. Les deux écrevisses meurent de façon identique.

Le venin des chélicères n'est donc pas sensible à l'action des rayons ultra-violets.

C. — Inoculation comparative d'œufs d'Épeirides à des écrevisses.

Afin de voir s'il existait entre le venin des chélicères et l'arachnolysine, étudiée dans les chapitres précédents, une profonde différence de nature, j'injectai des macérations d'œufs d'Épeirides à des écrevisses.

20 œufs d'*Epeira diademata* sont broyés dans quelques gouttes d'eau salée. Le liquide centrifugé est injecté à une écrevisse.

Aussitôt après l'injection, l'animal est contracturé. Puis il manifeste une grande agitation.

Après 20 minutes, il est encore un peu contracté, mais il a, quand on le touche, des mouvements très vifs.

Il reste ensuite bien portant et normal.

25 œufs de *Zilla X-notata* dans de l'eau distillée.

Ils produisent sur l'écrevisse les mêmes phénomènes de contracture suivie d'agitation. L'animal redevient ensuite normal.

50 œufs de *Zilla X-notata* dans de l'eau salée.

Ils déterminent chez une écrevisse une paralysie immédiate, comme

le venin des chélicères. Après 1 h. 1/2, l'animal ne donne plus que quelques faibles signes de vie et le lendemain je le trouve mort.

20 œufs d'Épeire ne produisent donc point la mort. 25 œufs de Zilla non plus.

A la dose très forte de 50, les œufs de Zilla produisent la mort par paralysie, comme le venin des chélicères. Mais à dose faible, les œufs d'Épeirides produisent des phénomènes de contracture et d'agitation tout à fait différents.

Il y a donc là une différence qualitative très nette qui s'établit entre la toxine des œufs et le venin des chélicères : c'est un point que nous retiendrons comme important pour nos conclusions.

D. — Essais sur l'antitoxicité du sang des Araignées vis-a-vis du venin de leurs chélicères.

Les animaux venimeux présentent fréquemment vis-à-vis de leur propre venin une immunité plus ou moins prononcée. Dans un certain nombre de cas, on a pu démontrer que l'immunité venait d'une propriété antitoxique du sang de l'animal.

Metchnikoff (01) constate le fait pour le Scorpion (*Scorpio afer* et *Androctonus* d'Algérie). 0^{cc},1 de sang, mélangé à une dose de venin mortelle pour la Souris en une demi-heure, la rend inoffensive.

C. Phisalix et G. Bertrand (95) montrent que le sérum de Vipère, chauffé 15 minutes à 58° pour détruire sa propre toxicité, puis injecté à un cobaye, protège celui-ci contre une dose mortelle de venin de Vipère. — Le sang de Couleuvre a des propriétés analogues.

C. Delezenne et Mlle S. Ledebt (voir Ledebt [14]) montrent que le sérum de *Naja haje* (Cobra d'Afrique) et de *Cerastes cornutus* (Vipère à cornes) ont, par rapport aux venins des mêmes animaux, une action antagoniste qui les empêche d'engendrer par action diastasique des substances hémolytiques et toxiques aux dépens des sérums ou du vitellus de Poule. Cette action antagoniste est presque rigoureusement spécifique. Le sérum de Cobra africain neutralise en effet le venin du Cobra indien,

mais il est sans action sur ceux de *Daboia*, *Trimesurus*, *Vipera aspis*, etc. Le sérum de Vipère à cornes neutralise le venin de *Cerastes vipera*, espèce voisine, mais non ceux de *Daboia* et de *Trimesurus*.

Les Araignées étant systématiquement voisines des Scorpions, je voulus essayer si je retrouvais chez elles les résultats trouvés par Metchnikoff.

Je fis deux séries d'expériences, l'une sur les Tégénaires, l'autre sur les Épeirides. — J'essayai toujours l'antitoxicité du sang contre le venin de la même espèce.

Pour prélever le sang des araignées, je coupais une patte et j'aspirais avec une pipette de verre effilée les gouttes qui venaient sourdre à l'extrémité; je recommençais avec plusieurs pattes si cela était nécessaire. Je laissais ensuite reposer la pipette. Suivant les cas, il se formait ou non un caillot fibrineux très ténu. — Le volume approximatif de sang obtenu était donné par pesée ultérieure d'eau distillée, prélevée avec la même pipette, jusqu'au même niveau.

Je préparais ensuite le venin par la technique habituelle de tous les essais ci-dessus. Je tâchais d'avoir une quantité de venin à peu près égale à deux doses mortelles pour l'Écrevisse.

Je divisais ce venin en deux parties, je laissais l'une intacte et je mélangeais l'autre avec le sang d'Araignée. Sauf exceptions, je laissais reposer le mélange de 5 à 10 minutes.

J'injectais ensuite les deux lots de liquide à deux écrevisses aussi semblables que possible.

Pour quelques expériences, au lieu de mélanger le sang et le venin, j'injectai le sang seul un certain temps avant d'injecter le venin.

α) Tégénaires. — Voici, donné avec détail, le procès-verbal d'une expérience :

Je réunis 5 femelles de *Tegenaria atrica* (longueur : 15 mm., 15 mm., 14 mm., 12 mm., 10 mm.).

Je prélève leur sang et j'en obtiens 0^{cc},035.

Je prépare du venin en faisant macérer les glandes de la troisième et de la quatrième (14 et 12 mm.) dans environ 1 cc. d'eau distillée.

Je divise le venin en deux parties. A l'une, j'ajoute le sang, à l'autre une quantité équivalente d'eau salée.

J'injecte le premier liquide, à 2 h. 55, à l'Écrevisse V + S (longueur : 8cm,5, poids : 23 gr.).

Le second liquide, à 2 h. 50, à l'Écrevisse V (longueur : 8 cm., poids : 23 gr.).

Immédiatement, parésie totale des deux écrevisses. Elles sont tout à fait immobiles (à part les mouvements buccaux) et ne réagissent que si on les pince.

3 h. 1/4. — Si l'on place un objet entre les pinces de V, elle le serre. Si l'on pince la queue, elle se contracte.

V + S ne pince pas, mais sa queue réagit.

3 h. 1/2. — V ne pince plus. Le réflexe caudal subsiste.

V + S a de nouveau des mouvements spontanés, piétine dans la cuvette, pince un peu et présente un réflexe caudal lent, mais assez fort.

3 h. 40. — V est de plus en plus faible.

V + S est de plus en plus vive. Si on la tient à la main, ses pinces ne pendent même plus. Elle se retourne quand on la met sur le dos.

4 heures. — V est morte.

V + S est normale.

Dans cette expérience, l'écrevisse qui a reçu du venin pur meurt avec le processus ordinaire. Celle qui a reçu le venin mélangé de sang semble d'abord devoir subir le même sort, puisqu'elle présente les mêmes symptômes, mais, après une dépression passagère, elle redevient normale.

Je donnerai tous les essais faits sur les Tégénaires (y compris le précédent) dans le tableau qui suit (voir p. 210-211) :

Le mot « Meurt » indique que l'écrevisse succombe en quelques heures, comme il a été décrit dans un paragraphe précédent.

Les résultats bruts sont les suivants :

Les deux meurent	4 cas.
Les deux survivent	2 cas.
V+S survit et V meurt	9 cas.

A cause des petites quantités de sang dont je disposais, j'étais obligé de prendre, pour le venin, des doses évaluées comme très voisines de la dose mortelle minima. D'autre part, les quantités de sang étant petites, si elles étaient antitoxiques,

TEGENARIA. — Injections comparatives de venin pur et de venin mélangé de sang d'Araignée.

Nº	ESPÈCE de l'Araignée utilisée.	LONGUEUR et sexe des araignées.	DOSE DE VENIN injecté à chaque écrevisse (avec ou sans sang d'Araignée).	DOSE DE SANG d'Araignée mélangé au venin.	PARTICULARITÉS de l'expérience.	RÉSULTATS	
						Écrevisse V + S. ayant reçu : venin + sang d'Araignée.	Écrevisse V, ayant reçu : venin seul.
1	*Tegenaria parietina.*	12 mm. ♀ 10 » ♀ 8 » ♀ 6 » ♀	1/2 du venin de la 1re.	Sang des deux premières et une partie de celui des deux autres (2 grosses gouttes).		Meurt.	Meurt.
2	*T. parietina.*	13 mm. ♀ 10 » ♀ 9 » ♀ 9 » ♀ 8 » ♀ 8 » ♀ 7 » ♀	1/2 du v. des 2 premières.	Sang des 7 (0cc,035).		Meurt.	Meurt.
3	*T. atrica*.....	17 mm. ♀ 11 » ♀	1/2 du v. de la 1re.	Sang des 2 (0cc,025).	Sang injecté séparément 1 h. 20 avant.	Meurt.	Meurt.
4	*T. parietina*..	15 mm. ♀ 12 » ♀ 10 » ♀ 8 » ♀	1/3 du v. de la 1re.	1/2 du sang des 4 (0cc,035).	Mélange pendant une heure.	Meurt en trois jours. Très affaiblie depuis l'injection et de plus en plus.	Meurt.
5	*T. atrica*.....	18 mm. ♀	1 glande de l'araignée.	Sang de l'araignée.		Survit sans troubles.	Survit 2 jours sans troubles.
6	*T. atrica*.....	12 mm. ♀ 10 » ♀ 8 » ♀ 7 » ♀	1/2 du v. de la 2e.	Sang des 4.		Survit sans troubles.	Survit 9 jours sans troubles.
7	*T. atric*	12 mm. 12 » ♀ 11 » ♀ 10 » ♀ 9 » ♀	1/2 du v. des 2 premières.	Sang des 5 (0cc,050).		Survit ; malaise passager.	Meurt.

8	*T. atrica*	15 mm. ♀ 15 » ♀ 14 » ♀ 12 » ♀ 10 » ♀	1/2 du v. de la 3e et de la 4e.	Sang des 5 (0cc,035).		Survit ; malaise passager.	Meurt.
9	*T. parietina*..	14 mm. ♂ 8 » ♀ 8 » ♀	1/2 du v. des 3.	Sang des 3 (0cc,020).	Mélange pendant 50 minutes.	Survit; malaise passager.	Meurt.
10	*T. parietina*..	10 mm. ♀ 10 » ♀ 9 » ♀ 9 » ♀ 8 » ♀	1/3 du v. de la 1re et de la dernière.	Sang des 5 (0cc,030).		Survit ; malaise passager.	Meurt.
11	*T. atrica*	18 mm. ♀	1/3 du venin de l'araignée.	Sang de l'araignée (0cc,020).		Survit; malaise passager.	Meurt.
12	*T. atrica*	14 mm. ♀ 12 » ♀ 11 » ♀ 10 » ♀ 10 » ♀ 9 » ♀	1/2 du v. des 2 premières.	Sang des 6 (0cc,035 .		Survit ; malaise très passager.	Meurt.
13	*T. atrica*	12 mm. ♀ 11 » ♀ 11 » ♀ 11 » ♀ 11 » ♀ 11 » ♀	1/3 du v. des 2 dernières.	Sang des 6 (0cc,065).		Survit; malaise léger très passager.	Meurt.
14	*T. atrica*	13 mm. ♀ 13 » ♀ 12 » ♀ 12 » ♀ 10 » ♂ 10 » ♂ 9 » ♀	1/2 du v. de la 1re et de la 6e.	Sang des 7 (0cc,085).	Sang injecté séparément 3 h. avant.	Survit; malaise léger très passager.	Meurt.
15	*T. atrica*	18 mm. ♀ 16 » ♀ 13 » ♂	1/2 du v. de la 2e.	Sang des 3 (0cc,080).		Survit sans troubles.	Meurt.

elles devaient aussi certainement se trouver au voisinage de la dose antitoxique minima.

Il était donc à prévoir que, dans les conditions où j'opérais, je devais avoir des cas de double mort et des cas de double survie.

Sur 15 expériences, nous trouvons 6 cas rentrant dans ces cas négatifs prévus et 9 cas positifs de protection par le sang contre le venin. — Nous ne trouvons aucun cas de mort de l'écrevisse V+S avec survie de l'écrevisse V.

Nous pouvons donc conclure que le sang des Tégénaires étudiées possède, vis-à-vis du venin des chélicères de la même espèce, une propriété antitoxique très nette.

Il suffit de mélanger le venin et le sang pendant un temps qui peut être très court (5 à 10 minutes). On peut aussi injecter à l'écrevisse le sang avant le venin, même trois heures avant.

L'injection du mélange (sang + venin) détermine généralement un malaise analogue aux premiers symptômes de l'intoxication par le venin pur, mais le sujet guérit rapidement.

La quantité de sang d'Araignée capable de protéger une écrevisse contre la dose mortelle minima de venin est de l'ordre de grandeur de $0^{cc},050$.

J'essayai de voir si l'action antitoxique du sang d'Araignée résiste à la chaleur. Je portai, avant de l'utiliser, le sang d'Araignée environ une heure vers 72°.

2 *Tegenaria atrica* ♀ (longueur : 12 mm. et 10 mm.).

Je prends le sang des deux ($0^{cc},025$) et le venin de la première.

Je mets le sang dans 1/2 cc. d'eau salée et je le porte, pendant 1 h. 5, dans l'étuve à 72°. — Après chauffage, le liquide est laiteux, floconneux et épaissi. J'injecte à des écrevisses :

V......................	1/2 du venin + eau salée.
V + SC................	1/2 du venin + sang chauffé.

Les deux meurent avec le processus ordinaire.

Même expérience.

3 *Tegenaria parietina* ♀ (longueur : 10 mm., 9 mm., 8 mm.).

Sang des 3 ($0^{cc},015$) dans $0^{cc},4$ d'eau salée. Chauffé 1 heure à 72°-75°.

Préparé le venin de la première.
Injections :

V	1/3 du venin + eau salée.
V + SC....................	1/3 du venin + sang chauffé.

V + SC survit normalement après un malaise passager.

V commence par une parésie totale. Puis elle se rétablit à peu près, mais reste affaiblie. Elle s'affaiblit de plus en plus et meurt en six jours.

Même expérience.

4 *Tegenaria parietina* ♀ (longueur : 15 mm., 12 mm., 10 mm., 8 mm.).

Préparé le venin de la première.

Pris le sang des 4 (0^{cc},070). Dilué dans 3/4 de cc. d'eau salée et divisé en deux.

Une part est laissée intacte. L'autre est chauffée 1 heure à 72°. Injections :

V	1/3 du venin + eau salée.
V + S	1/3 du venin + sang intact.
V + SC	1/3 du venin + sang chauffé.

V meurt avec le processus ordinaire.

V + S, après une parésie passagère, se rétablit un peu; mais elle reste affaiblie, s'affaiblit de plus en plus et meurt en trois jours.

V + SC, après un malaise passager, redevient normale.

Dans le premier cas, les deux écrevisses meurent rapidement. La dose de sang était probablement trop faible : nous ne pouvons pas conclure.

Dans le deuxième, le sang chauffé a certainement une action protectrice.

Dans le troisième, son action protectrice se montre plus grande que celle du sang non chauffé.

Il semble que non seulement le chauffage à 72° n'altère pas la propriété antitoxique du sang de Tégénaire, mais encore qu'il l'augmente.

β) *Épeirides.* — Je fis avec des Épeirides des essais sur l'antitoxicité du sang identiques aux précédents. – 11 expériences avec *Epeira diademata* et une avec *Zilla X-notata* sont résumées dans le tableau suivant :

EPEIRA DIADEMATA et ZILLA X-NOTATA. — INJECTIONS COMPARATIVES DE VENIN PUR ET DE VENIN MÉLANGÉ DE SANG D'ARAIGNÉE.

Nº	ESPECE de l'Araignée utilisée.	LONGUEUR et sexe des araignées.	DOSE DE VENIN injectée à chaque écrevisse (avec ou sans sang d'Araignée).	DOSE DE SANG d'Araignée mélangé au venin.	PARTICULARITÉS de l'expérience.	RÉSULTATS. Écrevisses V + S, ayant reçu : venin + sang d'Araignée.	RÉSULTATS. Écrevisse V, ayant reçu : venin seul.
1	*Epeira diademata.*	17 mm. ♀ 13 » ♀ 12 » ♀	1/2 du venin des 2 dernières.	Sang des 3 (0cc,060).	Mélange pendant 40 minutes.	Meurt.	Meurt.
2	*E. diademata.*	15 mm. ♀ 15 » ♀ 10 » ♀	1/2 du v. des 2 dernières.	Sang des 3 (0cc,075).		Meurt.	Meurt.
3	*E. diademata.*	13 mm. ♀ 11 » ♀ 11 » ♀ 10 » ♀	1/2 du v. de la 2e.	Sang des 4 (0cc,070).		Meurt.	Meurt.
4	*E. diademata.*	14 mm. ♀ 12 » ♀ 11 » ♀	1/2 du v. de la 2e.	Sang des 3 (0cc,085).	Mélange pendant 20 minutes.	Meurt.	Meurt.
5	*E. diademata.*	12 mm. ♀ 12 » ♀ 11 » ♀ 11 » ♀ 10 » ♀	1/2 du v. de la 1re.	Sang des 5 (0cc,095).	Mélange pendant 2 h. 5.	Meurt.	Meurt.
6	*E. diademata.*	14 mm. ♀ 11 » ♀ 11 » ♀ 10 » ♀ 10 » ♀ 10 » ♀	1/3 du v. de la 1re.	Sang des 6 (0cc,050).	Sang injecté séparément 1 h. 20 avant.	Meurt.	Meurt.

7	*E. diademata.*	13 mm. ♀ 12 » ♀ 11 » ♀ 10 » ♀	1/2 du v. de la 1re.	Sang des 4 ($0^{cc},075$).		Meurt. — S'affaiblit plus lentement que V.	Meurt.
8	*E. diademata.*	13 mm. ♀ 13 » ♀ 12 » ♀ 10 » ♀ 10 » ♀	1/2 du v. de la 1re.	Sang des 5 ($0^{cc},045$).		Meurt. — S'affaiblit plus lentement que V. S'affaiblit peu au début et reste constante pendant au moins 4 heures.	Meurt. — Parésie en 5 minutes.
9	*Zilla X-notata.*	10 mm. ♀ 9 » ♀ 9 » ♀ 8 » ♀ 7 » ♀ 7 » ♀	1/2 du v. des 3 premières.	Sang des 6 ($0^{cc},025$).		Meurt. — S'affaiblit un peu plus lentement que V.	Meurt.
10	*E. diademata.*	14 mm. ♀ 12 » ♀ 10 » ♀ 10 » ♀	1/2 du v. de la 2e.	Sang des 4 ($0^{cc},080$).		Survit sans troubles.	Survit; malaise passager.
11	*E. diademata.*	12 mm. ♀ 12 » ♀ 12 » ♀ 11 » ♀ 11 » ♀ 11 » ♀ 10 » ♀ 10 » ♀	1/2 du v. de la 1re.	Sang des 8 ($0^{cc},065$).		Survit sans troubles.	Meurt. — Parésie en 10 minutes.
12	*E. diademata.*	13 mm. ♀ 12 » ♀ 11 » ♀ 10 » ♀ 10 » ♀	1/2 du v. de la 3e.	Sang des 5 ($0^{cc},060$, sans le sang de la 3e).	Mélange pendant 25 minutes.	Meurt. — Affaiblissement progressif.	Survit 3 jours; malaise passager.

Les résultats de ces 12 cas sont les suivants :

V et V+S meurent............................	9 cas.
V et V+S survivent............................	1 cas.
V meurt et V+S survit............................	1 cas.
V survit et V+S meurt............................	1 cas.

Nous ne pouvons absolument rien conclure en faveur de l'antitoxicité du sang d'Épeiride.

Pour expliquer cet échec, nous ne pouvons pas invoquer la faiblesse de la dose de sang vis-à-vis de celle de venin. Le venin est toujours employé à peu près à la dose mortelle minima et les quantités de sang mises en œuvre sont très supérieures en moyenne à celles utilisées dans le cas des Tégénaires.

La brièveté en temps de mélange n'est pas non plus en cause, car je laissai souvent le mélange durer de 20 minutes à deux heures.

Peut-être aurions-nous pu penser à une toxicité propre du sang d'Épeiride. Mais, dans l'essai n° 6, une écrevisse reçoit $0^{cc},050$ de sang seul sans manifester aucun trouble et les écrevisses V+S des n°s 10 et 11 reçoivent respectivement $0^{cc},080$ et $0^{cc},065$ de sang, plus du venin, sans en mourir.

Il faut plutôt penser que le sang d'Épeiride ne possède, tel qu'il est, à peu près aucune propriété antitoxique vis-à-vis du venin des chélicères. Dans les cas 7, 8, 9 et 10, il y a bien un léger avantage en faveur de l'écrevisse ayant reçu du sang, mais il est vraiment bien faible.

Nous avons vu que le sang de Tégénaire chauffé était plutôt plus antitoxique que le sang normal. Il se pourrait qu'ici la propriété antitoxique n'apparaisse que par chauffage. Il y aurait lieu de vérifier ce point que les circonstances ne m'ont pas permis d'élucider.

Je signalerai, avant de terminer l'exposé de mes essais, que j'ai fait une expérience sur l'antitoxicité du sang de Scorpion vis-à-vis du venin d'une Tégénaire.

Tegenaria parietina ♂, — 15 mm..

Je prends $0^{cc},025$ de sang d'un scorpion (*Buthus europæus L.*, longueur du céphalothorax : 27 mm.).

J'injecte à deux écrevisses respectivement :
1/2 du venin de l'araignée + eau salée.
1/2 du venin de l'araignée + sang de Scorpion.
Les deux meurent en 2 h. 3/4.

Dans les conditions de l'expérience, pas d'antitoxicité du sang de Scorpion.

CONCLUSIONS RELATIVES AU VENIN DES CHÉLICÈRES.

1° Par les quelques expériences faites à ce sujet, je n'ai pu déceler dans le venin des chélicères aucune propriété hémolytique directe ni indirecte.

2° Dans les quelques essais faits sur le Lapin, la Souris et la Grenouille adulte, le venin des chélicères se montra dépourvu de toute action toxique générale ou locale.

3° Le venin est toxique pour des têtards (*Alytes*) en injection sous-cutanée.

4° Le venin est très toxique pour l'Écrevisse.

Le sujet est frappé d'une paralysie qui s'aggrave et aboutit à la mort.

La propriété toxique est détruite par la chaleur au-dessous de la température d'ébullition (vers la température de coagulation des albuminoïdes) et est insensible à l'action des rayons ultra-violets.

5° Le venin des quelques mâles étudiés se montra identique à celui des femelles.

6° Pour les espèces que je pus avoir adultes toute l'année (Tégénaires), la toxicité du venin se montra indépendante de la saison.

7° Le venin de *Tegenaria parietina*, espèce qui ne contient aucune toxine dans ses œufs, est aussi toxique que tout autre.

8° Les œufs d'Épeirides ne sont toxiques pour l'Écrevisse qu'à haute dose (au moins six fois la dose mortelle minima correspondant au Lapin).

Leurs effets sont qualitativement différents de ceux produits par le venin des chélicères.

9° Le sang des Tégénaires est antitoxique vis-à-vis de leur venin.

La propriété antitoxique résiste au chauffage à 72° et est même augmentée par ce chauffage.

10° Je n'ai pas pu déceler, dans le sang des Épeirides, de propriété antitoxique semblable vis-à-vis de leur venin.

Je me proposais surtout de voir s'il existait un rapport entre le venin des chélicères et les toxines, analogues à l'arachnolysine, contenues dans les œufs d'Araignées.

Aucun fait n'est en faveur de la parenté entre les deux genres de toxines.

Un certain nombre de faits sont contre. Ce sont :

α) L'absence de propriété hémolytique dans le venin des chélicères.

β) L'action nulle ou du moins faible (têtards) de ce venin sur les Vertébrés (très sensibles aux toxines d'œufs). Au contraire, sur l'Écrevisse, action très violente du venin des chélicères et action relativement faible des toxines d'œufs.

γ) La différence qualitative des effets produits sur l'Écrevisse par le venin des chélicères et par les toxines d'œufs.

δ) L'identité, au point de vue de la toxicité du venin des chélicères, entre Araignées mâles et femelles.

ε) La présence d'un venin des chélicères très toxique chez *Tegenaria parietina*, espèce dont les œufs sont dépourvus de toute toxine.

Notre conclusion générale est que la toxine du venin des chélicères est nettement différente de celle qui peut être contenue dans les organes génitaux femelles de l'Araignée.

Nous pouvons accessoirement faire une remarque intéressante :

Le venin des chélicères est, à très faible dose, très actif sur l'Écrevisse ; cet animal, déduction faite de la masse inerte de la carapace, représente un sujet d'une taille relativement importante. Le venin des chélicères a donc, à l'égard de l'Écrevisse, un pouvoir toxique considérable.

Surtout si l'on tient compte de son action faible ou nulle sur les Vertébrés, on peut considérer le fait comme une confirmation de l'opinion courante d'après laquelle le venin des Arai-

gnées est presque spécifique des Arthropodes, leurs proies habituelles.

Cela n'aurait rien de très surprenant. Sans parler d'adaptation véritable, on peut penser que l'ingestion presque exclusive de tissus d'Arthropodes peut déterminer dans l'organisme de l'Araignée une sorte de réaction tendant à la production de substances antagonistes. Ces dernières seraient excrétées par les glandes à venin. — Il s'agirait là de phénomènes analogues à la modification des sucs digestifs d'un animal sous l'influence du régime alimentaire, fait déjà bien connu par de nombreux exemples.

RÉSUMÉ D'ENSEMBLE ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Je rassemblerai ici les résultats dispersés dans les différentes parties de ce mémoire. J'insisterai surtout sur les résultats nouveaux, en les dégageant de tous les faits accessoires.

Résultats.

A. — L'arachnolysine (dénommée par Sachs), toxine hémolytique des Épeirides, est localisée dans les organes génitaux femelles de l'Araignée. Elle est éliminée en totalité ou en presque totalité par la ponte. La jeune Araignée n'en possède que tant qu'elle contient du vitellus de l'œuf dont elle est issue ; elle en reste ensuite complètement dépourvue jusqu'au moment où ses organes génitaux se développent.

On peut donc, pour l'étude de l'arachnolysine et plus généralement des hémolysines d'Araignées, employer uniquement les œufs de ces animaux.

B. — L'arachnolysine chauffée modérément ou traitée par les acides n'est plus hémolytique (sauf faiblement pour quelques sangs exceptionnels). Elle est réactivée :

1° Par l'addition d'arachnolysine intacte assez diluée pour n'être plus active (Essais avec des liquides traités par l'acide).

2° Par l'addition d'œufs de *Meta segmentata* Clerck (Épeiride), non hémolytiques, à part une action faible sur quelques sangs exceptionnels (Essais avec des liquides traités par l'acide ou par la chaleur).

Ces faits indiquent que l'arachnolysine n'est pas, comme on le croyait, une hémolysine simple. Elle est une hémolysine à mécanisme complexe, grossièrement comparable au système « sensibilisatrice + complément » des sérums hémolytiques. Une hypothèse commode pour exposer les faits consiste à imaginer l'arachnolysine comme formée de deux éléments :

1° Une « sensibilisatrice d'Épeire », relativement résistante.

2° Un « complément d'Épeire » thermolabile et détruit par les acides.

Il existerait dans les œufs de *Meta segmentata*, et dans les

œufs seuls, un « complément de *Meta* » réel, analogue au « complément d'Épeire » de l'hypothèse.

C. — Les propriétés du « complément de *Meta* » mettent cette substance tout à fait à côté de l'arachnolysine. Il faut les rapprocher tous deux du groupe des globulines. La « sensibilisatrice d'Épeire » aurait plutôt les caractères d'une albumine.

D. — Des essais de séparation du « complément d'Épeire » hypothétique ne donnent aucun résultat.

D'autre part, la « sensibilisatrice d'Épeire » seule donne, par immunisation, les mêmes anticorps que l'arachnolysine intacte.

Il y a donc lieu de faire des réserves sur la réalité du schéma « sensibilisatrice + complément » adopté, comme hypothèse, pour la constitution de l'arachnolysine. — Ces réserves laissent intactes les conclusions sur la nature complexe de l'arachnolysine.

E. — L'arachnolysine a été trouvée chez 8 Épeirides (*Epeira diademata* Clerck, *Epeira cornuta* Clerck, *Epeira quadrata* Clerck, *Epeira umbratica* Clerck, *Epeira Redii* Scop., *Epeira labyrinthea* Hentz, *Zilla X-notata* Clerck, *Singa hamata* Clerck) et 1 Théridiide (*Theridion lineatum* Clerck).

Des « compléments » analogues à celui de *Meta segmentata* ont été trouvés chez 6 Épeirides (*Meta segmentata* Clerck avec sa variété vernale *M. Mengei* Blackw., *Mangora acalypha* Walck., *Tetragnatha montana* E. Sim., *Linyphia triangularis* Clerck, *Linyphia montana* Clerck, *Linyphia hortensis* Sundev.).

Les Épeirides et Théridiides constituent donc, au point de vue des propriétés hémolytiques, un groupe isolé des autres Aranéides.

F. — Il existe dans les œufs de *Tegenaria atrica* C. Koch (Agélénide), et dans les œufs seuls, une toxine hémolytique différente de l'arachnolysine et qui doit encore, jusqu'à nouvel ordre, être classée parmi les hémolysines simples.

G. — Les œufs d'un certain nombre d'Araignées n'ont ni propriétés hémolytiques, ni propriétés « complémentaires ». — Parmi elles, nous trouvons : *Theridion denticulatum* Walck. (Théridiide), *Tegenaria agrestis* Walck., et *Tegenaria parietina* Fourcroy (Agélénides). Cela prouve qu'entre des espèces du

même genre, il peut exister, au point de vue des propriétés hémolytiques, des différences considérables.

H. — La plupart des œufs d'Araignées donnent des hémolysines sous l'action du venin de Cobra. Parmi les œufs essayés, les seuls qui ne donnent point d'hémolysines sont ceux d'*Epeira diademata*, *Meta segmentata* et *Linyphia triangularis* (toutes Épeirides), c'est-à-dire des œufs à arachnolysine ou des œufs à « complément ». Cela contribue encore à séparer les Épeirides des autres Araignées (à part les Théridiides).

I. — Les extraits d'Épeire, inoculés à des animaux, ont des effets toxiques.

Ces propriétés toxiques (distinctes de celles de venin des chélicères) sont, tout comme les propriétés hémolytiques (arachnolysine), localisées dans les organes génitaux femelles de l'Araignée.

Pour étudier les poisons extraits du corps des Araignées, autres que le venin des chélicères, on peut donc légitimement se contenter, comme pour l'hémolyse, d'employer les œufs seuls.

Il y a coïncidence absolue entre les propriétés toxiques et les propriétés hémolytiques :

1° Pour l'arachnolysine des Épeirides (toxique).

2° Pour la « sensibilisatrice d'Épeire » (non toxique).

3° Pour les mélanges « sensibilisatrice d'Épeire + arachnolysine très diluée » et « sensibilisatrice d'Épeire + complément de *Meta* à faible dose » ; les composants ne sont pas toxiques, le mélange l'est.

K. — En outre de ses effets d'intoxication générale, l'arachnolysine produit, en injections sous-cutanées, des effets locaux très importants, consistant surtout en œdème et digestion des tissus.

L. — En ce qui concerne les œufs possédant une propriété hémolytique « complémentaire » :

1° Les œufs de *Meta segmentata* Clerck sont très toxiques pour la Souris en injections intrapéritonéales ; l'action locale est très forte. — Pour le Lapin, en injections intraveineuses, ils ne sont toxiques qu'à une dose assez élevée : ils produisent alors une intoxication de caractère particulier avec mort tardive et assez brusque.

2° Les œufs de *Tetragnatha montana* E. Sim. ne sont pas toxiques pour la Souris en injections intrapéritonéales.

3° Les œufs de *Linyphia montana* Clerck et de *Linyphia*

triangularis Clerck sont très toxiques pour la Souris en injections intrapéritonéales. — Même à très forte dose, ils sont sans action sur le Lapin, en injections intraveineuses.

Les œufs « complémentaires » ont donc des effets toxiques irréguliers, mais certains.

Par toutes leurs propriétés, les « compléments » se rapprochaient de l'arachnolysine. Leur toxicité est un argument de plus pour les considérer comme des toxines véritables.

M. — Chez les Tégénaires (Agélénides), on retrouve, au point de vue de la toxicité, la même particularité que pour l'hémolyse : les œufs de *Tegenaria atrica* C. Koch (hémolytiques) sont très toxiques, ceux de *Tegenaria parietina* Fourcroy (non hémolytiques) sont dépourvus de toxicité.

Par la nature de ses effets toxiques, le poison de *Tegenaria atrica* se différencie encore de l'arachnolysine.

N. — Chez les Araignées, le venin des chélicères n'est pas hémolytique.

O. — Le venin des chélicères a sur les Vertébrés une action nulle ou très faible (têtards).

Il a, au contraire, une action très forte sur les Arthropodes (très frappante sur l'Écrevisse).

P. — On ne peut établir aucune relation entre le venin des chélicères et les toxines que certaines Araignées contiennent dans leurs œufs.

Q. — Le sang des Tégénaires a une action antitoxique contre leur propre venin.

On ne peut mettre en évidence aucune action analogue chez les Épeires.

Conclusions générales.

De toutes ces données, nous pouvons tirer un certain nombre de conclusions générales :

I. — Rien ne démontre qu'il y ait un rapport quelconque entre le venin des chélicères et les toxines qui peuvent exister dans le corps de certaines Araignées.

II. — Quand les Araignées contiennent des toxines dans leur corps, rien ne démontre qu'il y ait lieu de distinguer des hémolysines et des toxines générales. Tout se passe comme s'il y avait identité des deux catégories.

III. — L'existence de toxines dans le corps des Araignées est indissolublement liée au développement des organes génitaux femelles et à la présence du vitellus. Les toxines apparaissent quand les ovules mûrissent, se localisent dans les œufs, sont éliminées par la ponte, et la jeune Araignée n'en contient que tant qu'elle conserve du vitellus maternel.

IV. — L'arachnolysine, substance hémolytique et toxique des Épeirides, n'est pas une toxine simple, mais une toxine à mécanisme complexe, grossièrement comparable au système « sensibilisatrice + complément » des sérums hémolytiques.

V. — Il existe, dans les œufs de certains Épeirides, des substances dites « compléments » qui, bien que leur pouvoir hémolytique direct soit nul ou insignifiant, sont des toxines véritables. — Ces « compléments » sont proches parents de l'arachnolysine.

VI. — En ce qui concerne les toxines, les Théridiides se groupent avec les Épeirides.

VII. — Il existe chez les Araignées une toxine (celle de *Tegenaria atrica* C. Koch (Agélénide), différente de l'arachnolysine.

VIII. — Chez les Araignées, on peut trouver, au point de vue des toxines, des différences considérables entre des espèces du même genre.

Les faits mis en évidence dans ce travail ne sont point isolés dans l'ensemble des phénomènes biologiques.

La conclusion III peut notamment être mise en rapport avec ce qu'on sait de la toxicité des produits génitaux (auteurs divers) et de l'élimination des toxines par la ponte (C. Phisalix). La oxicité du vitellus d'Araignée rappelle aussi les propriétés toxiques que peut acquérir le vitellus de Poule sous l'action catalytique du venin de Cobra (C. Delezenne et Mlle S. Ledebt).

La conclusion VIII trouve son équivalent dans une particularité signalée par Mme Phisalix, au sujet de la sécrétion cutanée muqueuse de deux espèces de Rana.

Nous pouvons, en terminant, noter l'abondance et la variété des faits fournis par les Aranéides pour l'étude des toxines. Il existe là un champ de recherches comparable, toutes proportions gardées, à celui qu'offrent les venins de Serpents.

APPENDICE

Ce travail venait d'être terminé, lorsque je pris connaissance d'un mémoire de L.-E. Walbum (de Copenhague) (1) se rapportant aux poisons de l'*Epeira diademata*.

L'auteur ayant abordé plusieurs des questions traitées par moi, je tiens à analyser d'assez près son mémoire.

Walbum donne des noms particuliers aux substances contenues dans le corps de l'*Epeira diademata* ; il appelle « Epeiralysine » l'hémolysine, « Epeiratoxine » la substance toxique pour les Mammifères et « Epeiratrypsine » la diastase tryptique.

Je donnerai ci-dessous celles de ses conclusions qui ont le plus de rapport avec les questions que j'ai étudiées.

Venin des chélicères.

C'est un liquide dont la réaction peut varier depuis la forte acidité jusqu'à la forte alcalinité ; le plus souvent, il est alcalin. — La morsure de l'araignée est redoutable pour les mouches, qui succombent à l'action du poison et non pas (Blackwall) à l'effet de la lésion. Les premières morsures sont mortelles, puis la glande se vide peu à peu ; un repos de 15 minutes suffit pour accumuler de nouveau de quoi tuer une mouche.

Une injection de 40 mgr. de venin dans les veines d'un lapin (840 gr.) et de 40 mgr. dans le péritoine d'une souris (7 gr.) sont sans effet. — L'Épeiratoxine contenue dans le liquide sanguin de l'araignée est très toxique pour les sujets employés dans le cas précédent ; d'autre part, elle ne se trouve dans l'araignée qu'à certains moments de l'année tandis que le poison des chélicères s'y rencontre tout le temps. Le poison des chélicères et l'Épeiratoxine ne sont donc vraisemblablement pas identiques.

(1) Walbum (L.-E.), 1915. — Experimentelle Untersuchungen über die Gifte der Kreuzspinne (*Epeira diadema* Walck.) (*Zeitschr. f. Immunitätsforschung*, t. XXIII, pp. 565 et 623).
Arrivé à la rédaction, le 20 juillet 1914, paru le 5 mai et le 12 juin 1915. Le mémoire comporte 119 pages.

Le venin des chélicères ne contient aucune hémolysine (globules de Lapin) ; l'addition de lécithine ne le rend point actif.

L'Épeiratoxine.

Elle est identique avec le poison trouvé par Kobert (toxalbumine).

Walbum emploie le plus souvent des extraits d'araignées entières, à l'eau physiologique.

Il trouve que le sérum de l'Épeire est également toxique. Il prélève le sang en perforant les gros vaisseaux qui se trouvent à la partie inférieure du céphalothorax.

Doses mortelles minima :

	Lapin (injection intraveineuse).	Souris (injection intrapéritonéale).
Extrait d'Épeire (1 d'araignée entière pour 10 d'eau physiologique)	0 cc, 014	5 cc.
Sérum d'Épeire	0 cc, 03	2 cc, 5

L'Épeiratoxine ne semble pas être formée dans le sang même, mais dans la partie postérieure du corps ; elle passe de là peu à peu dans les voies circulatoires. La teneur des araignées en Épeiratoxine est très variable suivant les diverses époques de l'année. On n'en trouve point en été mais elle apparaît dans la deuxième moitié d'août ou dans la première moitié de septembre ; cette période coïncide avec celle du développement des œufs dans la femelle fécondée et il est hors de doute que la naissance du poison et la formation des œufs sont étroitement liées. Le poison se trouve principalement dans les œufs, il y reste intact tout l'hiver et, au printemps, on le retrouve dans les jeunes araignées écloses ; il disparaît de celles-ci dans le cours de leur deuxième ou troisième mois d'existence.

Dans aucun des mâles essayés, l'auteur ne put déceler d'Épeiratoxine.

L'Épeiratoxine peut agir comme antigène ; la formation de l'Épeira-antitoxine suit les lois générales.

Les sérums normaux n'empêchent point l'action de l'Épeiratoxine.

L'ingestion longtemps répétée d'Épeires broyées ne détermine aucune formation d'antitoxine dans le sang des sujets ainsi nourris.

L'Épeiralysine.

Elle est identique à l'hémolysine découverte chez l'Épeire diadème par Kobert, étudiée par Sachs et dénommée par lui « arachnolysine ».

L'Épeiralysine hémolyse les globules de Rat, Lapin, Singe, Poule, Souris, Homme, Bœuf, Chèvre et Oie ; elle agit le plus fortement sur ceux de Rat, le plus faiblement sur ceux d'Oie. Les globules de Pigeon sont très peu sensibles et ceux de Cheval, Mouton, Porc, Chien, Cobaye et Grenouille sont tout à fait insensibles. — On observe souvent avec l'Épeiralysine le phénomène connu pour d'autres hémolysines : inactivité de très fortes doses de toxine. Cela se produit surtout avec des extraits frais d'araignées venant d'être tuées.

La substance hémolytique se trouve principalement dans la partie postérieure du corps.

La propriété toxique et la propriété hémolytique semblent, sous beaucoup de rapports, se comporter de façon tout à fait semblable :

1° Ni la toxine, ni l'hémolysine ne se trouvent dans les araignées en été, mais elles apparaissent seulement vers l'automne et exactement en même temps.

2° Elles se trouvent toutes deux aussi bien dans les œufs que dans les nouveau-nés et dans les jeunes jusqu'à l'âge d'un mois ; elles disparaissent dans le cours du deuxième ou troisième mois.

3° Toutes les deux se trouvent dans les femelles et non dans les mâles.

4° Dans les extraits, elles sont liées au même groupe de substances protéiques.

5° Sous l'action de la chaleur, elles disparaissent en même temps, à la même température et avec la même rapidité.

6° Elles sont toutes deux détruites dans des solutions assez riches en acide ou en alcali ; ceci avec la même rapidité dans des solutions ayant même concentration en ions hydrogène ou oxhydryle.

7° Les deux peuvent agir comme antigène et les deux anticorps semblent se former parallèlement dans le même animal.

On peut donc étendre vraisemblablement à l'Épeiratoxine les résultats acquis pour l'Épeiralysine et réciproquement.

Au début de l'automne, on peut trouver des animaux dont le sang n'est pas hémolytique ; les extraits de parties antérieures et de pattes ne le sont pas non plus, tandis que les extraits de parties postérieures sont assez actifs. Plus tard, comme on l'a vu, la teneur du sang en toxine devient importante.

Un extrait frais d'araignée fraîchement tuée, laissé (avec du toluène) deux jours à la température ordinaire, augmenta d'activité. Cette augmentation en poison est peut-être de même nature (enzymatique) que celle qui se produit dans le corps de l'animal aux mois d'automne.

Lors de l'immunisation, la production de l'antilysine se poursuivit exactement comme celle de l'antitoxine.

L'Épeiralysine en solution est très rapidement détruite entre 60° et 70°. La destruction dépend beaucoup de la concentration en toxine : les solutions les plus diluées sont les plus rapidement détruites. L'addition de sérum de Lapin normal exerce une action protectrice marquée.

Les solutions d'Épeiralysine sont considérablement affaiblies par un séjour prolongé à de basses températures (— 16°, — 80°, — 180°) ; l'affaiblissement est plus rapide et plus marqué pour des extraits frais que pour des extraits un peu anciens. Un extrait d'araignées conservées un an à — 16° ne subit aucun changement.

L'Épeiralysine est détruite dans des solutions assez riches en acide ou en alcali.

L'action de l'Épeiralysine dépend de la température et de la concentration en ions hydrogène.

L'Épeiralysine ne peut pas être comptée parmi les hémolysines complexes, car elle ne se laisse point scinder en « ambocepteur » et « complément ». Elle a bien plutôt le caractère d'une véritable toxine. Les deux propriétés que l'on rencontre chez celles-ci, propriété immunisante, fixatrice d'antitoxine et propriété toxique, se trouvent chez l'Épeiralysine. — La première est plus résistante que la seconde. Des solutions d'Épeiralysine, inactivées par un acide ou un alcali, conservent la propriété de fixer l'antilysine (sérum de Chèvre préparée) et de donner des anticorps (Lapin). Ces propriétés sont plus affaiblies

par le traitement à l'acide chlorhydrique que par celui à la soude.

Par chauffage de 40 minutes à 65°, le sérum hémolytique d'araignée devient incapable d'hémolyser et, en même temps, cette lysine « inactivée » devient en état de fixer (neutraliser) d'assez grandes quantités d'Épeiralysine. — Même propriété, quoique moins marquée pour des extraits d'araignées entières. Ce pouvoir antilytique semble, jusqu'à un certain point, être spécifique. Si l'on prolonge le chauffage, la propriété antihémolytique disparaît et cela aux températures où a lieu la destruction de l'antilysine et de l'antitoxine spécifiques produites par immunisation.

Si l'on immunise un lapin avec un extrait d'araignée fait en été, c'est-à-dire au moment où l'araignée n'est pas hémolytique, on obtient cependant une antilysine. Cela montre que la propriété immunisante, fixatrice d'antitoxine, existe en tout temps dans les animaux et que c'est seulement la propriété toxique qui manque à certains moments.

Dans les séparations de substances, l'Épeiralysine va plutôt avec les albumines.

Walbum étudie encore l'Épeiratrypsine, diastase « tryptique » qui se rencontre chez l'Épeire.

Je n'insisterai pas sur cette partie du mémoire. — Je me contenterai d'indiquer que l'auteur décèle cette diastase par la liquéfaction de la gélatine. Il la trouve dans la salive des Épeires, dans leur sérum, dans leurs œufs et dans les jeunes. Il en trouve irrégulièrement dans les extraits de parties postérieures; il n'en trouve jamais dans les extraits de parties antérieures ou de pattes, jamais non plus dans le venin des chélicères. Les mâles n'en contiennent pas.

Dans l'ensemble, les résultats de Walbum sont en accord avec les résultats du présent mémoire. Les conclusions sur la localisation de l'hémolysine confirment notamment celles que j'avais formulées dans ma première note préliminaire (1912-*a*). De même, l'auteur considère comme inséparables les propriétés hémolytiques et toxiques des substances extraites de l'Épeire

et il pense que le venin des chélicères n'est pas identique à l'Épeiratoxine.

Je crois utile d'attirer l'attention sur quelques résultats du travail de WALBUM, soit qu'ils offrent de l'intérêt par eux-mêmes, soit qu'ils présentent avec mes résultats des analogies frappantes ou des différences marquées.

1° WALBUM trouve que le sérum de l'Épeire est très hémolytique et très toxique. La dose mortelle par kilogramme de Lapin (injection intraveineuse) est par exemple 0cc,03. Des extraits de parties antérieures d'Épeire sont toxiques et hémolytiques et des extraits de pattes ne produisent que de la fatigue, mais sont hémolytiques. Dans deux cas, le sang de grosses Épeires fut inactif ainsi que les extraits de la partie antérieure et des pattes, tandis que l'extrait d'abdomen était très actif.

Je n'ai point fait d'essais avec le sérum d'Épeire ; je ne puis donc me prononcer à ce sujet. — Je n'ai point affirmé qu'il ne se trouvait jamais d'hémolysine autre part que dans les ovaires et je pense même que l'élaboration a peut-être bien lieu autre part ; pour certains cas, où de petites quantités d'arachnolysine peuvent se trouver dans des araignées venant de pondre ou dans des araignées ayant encore leurs organes génitaux rudimentaires, j'ai supposé que l'hémolysine peut fort bien se trouver en dehors des ovaires. Je ne serais donc point surpris de voir qu'il en existe dans le sérum. Toutefois, l'ordre de grandeur de la toxicité du sérum m'étonne un peu ; de même, les résultats relatifs au céphalothorax et aux pattes.

Je suis assez tenté de croire que, dans certains cas, WALBUM, saisissant, comme il le dit, la partie postérieure de l'araignée avec une pince, ait pu léser quelques ovules très mûrs et très fragiles : leur substance se serait répandue dans le sérum et lui aurait communiqué sa toxicité extrêmement violente.

2° L'Épeiralysine (sérum d'araignée ou extrait d'animal entier) inactivée par les acides et les bases, peut encore donner des anticorps par immunisation et fixer l'antilysine (sérum de Chèvre préparée). — Cela est identique (traitement par HCl) aux résultats trouvés avec ma « sensibilisatrice d'Épeire ». Je mettrais volontiers ce fait en rapport avec un autre résultat de WALBUM :

des immunisations faites en été, avec des extraits d'Épeire non actifs, donnent quand même des anticorps.

3° Il faut retenir comme particulièrement intéressante l'antitoxicité que possède vis-à-vis de l'Épeiralysine la même lysine (sérum ou extrait) chauffée.

4° Walbum trouve dans ses extraits (même d'œufs) une propriété « tryptique » ; il ne s'agit d'ailleurs que d'essais par liquéfaction de la gélatine. — S'il y a véritablement des propriétés protéolytiques dans les œufs d'Épeire, cela peut expliquer les phénomènes locaux (digestion des tissus) observés lors des injections sous-cutanées.

5° Walbum classe l'Épeiralysine parmi les toxines simples contrairement aux conclusions de ma deuxième note préliminaire (1912-*b*). — Cependant, sous ce rapport, on peut noter que Walbum constate à diverses reprises des différences marquées entre des macérations fraîches d'Épeire et des macérations anciennes : celles-ci sont notamment plus actives et plus stables que les autres. L'auteur compare cette augmentation d'activité à celle qui se produit à l'automne dans le corps des araignées et pense qu'il s'agit d'un processus « enzymatique ».

On peut peut-être préciser un peu cette supposition et penser qu'il s'agit d'une action diastasique analogue à celle qui libère, sous l'action du venin de Cobra, des hémolysines aux dépens des phosphatides, dans le vitellus de Poule ou les sérums.

Quoi qu'en pense Walbum, certaines de ses constatations sont plutôt en faveur d'un mécanisme complexe pour l'action des toxines dont il est question.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Balbiani, 1873. — Mémoire sur le développement des Aranéides (*Ann. Sc. nat. Zool.*, 5e série, t. XVIII, 1re part.).

Belonowski (G.), 1907. — Zur Frage der Beziehung der Toxine zu den Zellenelementen des Organismus (*Biochem. Zeitschr.*, t. V, p. 65).

Bertkau (Ph.), 1870. — Ueber den Bau und die Funktion der Oberkiefer bei den Spinnen (*Troschels Archiv. f. Naturgesch.*, t. XXXVI, p. 92).

Id., 1891. — Ueber das Vorkommen einer Giftspinne in Deutschland (*Verh. d. Naturhist. Vereins*, t. XLVIII, p. 89).

Blackwall (J.), 1855. — Experiments and observations on the poison of Araneida (*Trans. of the Linn. Soc.*, t. XXI, p. 31).

Bordas (L.), 1905. — Recherches anatomiques, histologiques et physiologiques sur les glandes venimeuses ou glandes des chélicères des Malmignattes (Lathrodectes 13-guttatus Rossi) (*Ann. Sc. nat. Zool.*, 8e sér., t. I, p. 147).

Bordet (J.), 1900. — Les sérums hémolytiques, leurs antitoxines et les théories des sérums cytolytiques (*Ann. Inst. Pasteur*, t. XIV, p. 257).

Calmette (A.), 1907. — Les venins, les animaux venimeux et la sérothérapie antivenimeuse (Paris).

Coutière (H.), 1899. — Poissons venimeux et vénéneux (*Thèse d'agrégation Pharm.*, Paris).

Delezenne (C.). et Ledebt (Mlle S.), 1911-*a*. — Action du venin de Cobra sur le sérum de Cheval. Ses rapports avec l'hémolyse. (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CLII, p. 790).

Id., 1911-*b*. — Formation de substances hémolytiques et de substances toxiques aux dépens du vitellus de l'œuf soumis à l'action du Cobra. (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CLIII, p. 81).

Id., 1912. — Nouvelle contribution à l'étude des substances hémolytiques dérivées du sérum et du vitellus de l'œuf soumis à l'action des venins. (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CLV, p. 1101).

Delezenne (C.) et Fourneau (E.), 1914-*a*. — Étude du lécithide hémolysant, produit par l'action du venin de Cobra sur le jaune d'œuf. — Communication. (*Bull. Soc. Chim.*, 4e sér., t. XV et XVI, p. 354).

Id., 1914-*b*. — Constitution du phosphatide hémolysant (lysocithine) provenant de l'action du venin de Cobra sur le vitellus de l'œuf de Poule. Mémoire. (*Bull. Soc. Chim.*, t. XV et XVI, p. 421).

Dugès (A.), 1836. — Observations sur les Aranéides (*Ann. Sc. nat. Zool.*, 2e sér., t. VI, 1836, p. 159).

Faust (E.-S.), 1905. — Die tierischen Gifte (Braunschweig).

Forel (A.), 1876. — Une araignée venimeuse (Chiracanthium nutrix Walck.) dans le canton de Vaud (*Bull. Soc. Vaudoise Sc. nat.*, t. XIV, p. 30).

Frédéricq (L.), 1910. — Die Sekretion von Schutz-und Nutzstoffen (dans Winterstein, livr. 4 et 5).

Fürth (O. von), 1903. — Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere (Jena).

Houssay (F.), 1907. — Variations expérimentales. Études sur six générations de poules carnivores (*Arch. Zool. expér. et génér.*, 4e sér., t. VI, p. 137).

Kyes (P.), 1903. — Ueber die Isolierung von Schlangengiftlecithiden (*Berl. Klin. Wochenschr.*, t. XL, p. 983).

KOBERT (R.), 1893. — Lehrbuch der Intoxikationen (Stuttgart, 1re édit.).
Id., 1906. — Id. (2e édit., Spezieller Theil).
Id., 1901. — Beiträge zur Kenntniss der Gifspinnen (Stuttgart).
Id., 1903. — Ueber Hämocyanin nebst einigen Notizen uber Hämerythrin (*Arch. f. d. gesammte Physiol.*, t. XCVIII, p. 411).
KRAUS et LEVADITI. — Handbuch der Technik und Methodik der Immunitätsforschung (Jena — t. I., 1e livr., 1907. — t. II, 1e livr., 1908. — t. II, 2e livr., 1909. — 1er suppl., 1911).
LÉCAILLON (A.), 1905. — Sur l'influence de l'alimentation dans l'ovogénèse des Araignées (*C. R. Soc. Biol.*, t. LVII, p. 467).
Id., 1907. — Notes complémentaires sur les mœurs des Araignées. I. Influence de la nutrition sur la reproduction d'*Agelena labyrinthica* Cl. (*C. R. Soc. Biol.*, t. LXII, p. 334).
LEDEBT (Mlle S.), 1914. — Contribution à l'étude des propriétés biologiques des venins. Action des venins de serpents et des poisons qu'ils engendrent sur quelques vertébrés aquatiques (*Thèse doct. Sc. nat., Paris*).
LÉVY (ROBERT), 1912-*a*. — Relations entre l'arachnolysine et les organes génitaux femelles des Araignées (Epeirides) (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CLIV, p. 77).
Id., 1912-*b*. — Sur le mécanisme de l'hémolyse par l'arachnolysine (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CLV, p. 233).
Id., 1916. — Sur les toxines des Araignées et particulièrement des Tégénaires (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CLXII, p. 83).
LOISEL (G.), 1905-*a*. — Les phénomènes de sécrétion dans les glandes génitales (suite) (*Journ. Anat. et Phys.*, t. LXI, p. 58).
Id., 1905-*b*. — Expériences sur la toxicité des œufs de Canards (*C. R. Soc. Biol.*, t. LVII, p. 400).
Id., 1905-*c*. — Toxicité des œufs de Poule et de Tortue (*C. R. Soc. Biol.*, t. LVII, p. 403).
MATSCHINSKY (N.), 1900. — De l'atrophie des ovules dans les ovaires des mammifères (*Ann. Inst. Pasteur*, t. XIV, p. 113).
METCHNIKOFF (E.), 1901. — L'immunité dans les maladies infectieuses (Paris).
MORGENROTH (J) et CARPI (N.), 1906. — Ueber ein Toxolecithid des Bienengiftes (*Berl. Klin. Wochenschr.*, t. XLIV, p. 1424).
OZANAM (Ch.), 1856. — Étude sur le venin des Arachnides et son emploi en thérapeutique, suivi d'une dissertation sur le tarentisme et le tigretier (Paris).
PELLEGRIN (J.), 1899. — Les Poissons vénéneux (*Thèse Méd.* Paris).
PHISALIX (C.), 1903. — Corrélation fonctionnelle entre les glandes à venin et l'ovaire chez le Crapaud commun (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CXXXVII, p. 1084).
Id., 1905-*a*. — Sur la présence du venin dans les œufs de Vipère (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CXL, p. 1719).
Id., 1905-*b*. — Sur la présence du venin dans les œufs d'Abeille (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CXLI, p. 275).
PHISALIX (C.) et BERTRAND (G.), 1895. — Sur l'emploi du sang de Vipère et de Couleuvre comme substance antivenimeuse (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CXXI, p. 745).
PHISALIX (Mme M.), 1912-*a*. — Effets physiologiques du venin d'une grande Mygale de Haïti : Phormictopus cancerides Pocock (*Bull. Muséum*, t. XVIII, p. 132).
Id., 1912-*b*. — Effets physiologiques du venin de la Mygale de Corse (Cteniza Sauvagei Rossi) (*Bull. Muséum*, t. XVIII, p. 134).
Id., 1913. — Sur l'indépendance des propriétés toxiques et des propriétés vaccinantes dans la sécrétion cutanée muqueuse des Batraciens et de quelques Poissons (*C. R. Ac. Sc., Paris*, t. CLVII, p. 1160).

RAIKEM (A.), 1839. — Recherches, observations et expériences sur le Théridion marmignatte de Volterra et sur les effets de la morsure (*Ann. Sc. nat. Zool.*, 2e sér., t. XI, p. 5).

SACHS (H.), 1902. — Zur Kenntniss des Kreuzspinnengiftes (*Hofmeisters Beitr. z. Chem. Physiol.*, t. II, p. 125).

Id., 1903. — Ueber Differenzen der Blutbeschaffenheit in verschiedenen Lebensaltern (*Centralbl. f. Bakt.*, t. XXXIV — Originale, p. 686).

Id., 1907. — Antigene tierischen Ursprunges (dans KRAUS et LEVADITI, t. I, p. 244).

Id., 1909. — Hämolysine und Cytotoxine des Blutserums (dans KRAUS et LEVADITI, t. II, p. 916).

SIMON (EUG.). — Histoire naturelle des Araignées (Paris, 2e édit. — t. I, 1892 — t. II, 1897).

VOGT (C.) et YUNG (E.), 1894. — Traité d'Anatomie comparée pratique, t. II (Paris).

WALBUM (L.-E.), 1915. — Experimentelle Untersuchungen über die Gifte der Kreuzspinne (Epeira diadema Walck.) (*Zeitschr. f. Immunitätsforschung*, t. XXIII, pp. 565 et 623).

WINTERSTEIN (H.), 1910 et suiv. — Handbuch der vergleichenden Physiologie (Jena).

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

LOCALISATION DE L'ARACHNOLYSINE, TOXINE HÉMOLYTIQUE DES ÉPEIRIDES.

CHAPITRE I

Essais hémolytiques avec des mâles et avec des femelles venant de pondre.

CHAPITRE II

Essais hémolytiques avec de jeunes araignées.

CHAPITRE III

Séparation, par dissection, des fractions hémolysantes.

DEUXIÈME PARTIE

PROPRIÉTÉS HÉMOLYTIQUES DES ŒUFS D'ARAIGNÉES.

CHAPITRE I

Propriétés générales de l'arachnolysine, toxine hémolytique des Épeirides.

CHAPITRE II

Sur le mécanisme de l'hémolyse par l'arachnolysine.

CHAPITRE III

Application des notions acquises à la préparation de sérums anti hémolytiques.

CHAPITRE IV

Propriétés hémolytiques des œufs chez divers Aranéides.

TROISIÈME PARTIE

PROPRIÉTÉS TOXIQUES DES ŒUFS D'ARAIGNÉES.

CHAPITRE I

État de la question et préliminaires.

CHAPITRE II

Localisation de la propriété toxique des Épeirides.

CHAPITRE III

Propriétés toxiques de l'hémolysine des Épeirides (arachnolysine).

CHAPITRE IV

Étude de la toxicité des œufs possédant un pouvoir hémolytique « complémentaire ».

CHAPITRE V

Essais sur la toxicité des œufs de Tégénaire.

QUATRIÈME PARTIE

ÉTUDE DU VENIN DES CHÉLICÈRES D'ARAIGNÉES.

CHAPITRE I

Historique.

CHAPITRE II

Expériences personnelles sur le venin des chélicères.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

CORBEIL. — Imprimerie CRÉTÉ.


MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02532